BERICHTE

DER

DEUTSCHEN

BOTANISCHEN GESELLSCHAFT.

GEGRÜNDET AM 17. SEPTEMBER 1882.

SECHSUNDVIERZIGSTER JAHRGANG.

BAND XLVI.

MIT 5 BILDNISTAFELN, 25 TAFELN, 3 BILDNISSEN IM TEXT UND 151 TEXTABBILDUNGEN IN 250 EINZELFIGUREN.

BERLIN-DAHLEM,
DEUTSCHE BOTANISCHE GESELLSCHAFT.
1928.

Sitzung vom 27. Januar 1928.

Vorsitzender: Herr L. DIELS.

Der Vorsitzende verliest das Dankschreiben des Herrn GUSTAV FISCHER auf den Glückwunsch der Gesellschaft zu dem 50jährigen Bestehen des Verlages.

Als neue Mitglieder werden vorgeschlagen:

Gail, Harry, wissenschaftlicher Assistent an der Botanischen Station an der Amur-Bay, in **Wladiwostok** (Rußland), Botanical Station of the Geogr. Society, Street of the 1st May. (durch F. HERRIG und P. METZNER),

Ludwig, Dr. **Karl,** wissenschaftlicher Hilfsarbeiter an der Biologischen Reichsanstalt Zweigstelle **Kiel,** Kitzeberg 27, Post Heikendorf (durch F. HERRIG und P. METZNER),

Port, Jaan, Mag. der Botanik, wissenschaftlicher Stipendiat der Universität **Dorpat** (Estland), zur Zeit an der Pflanzenphysiologischen Versuchsstation der Lehr- und Forschungsanstalt für Gartenbau in **Berlin-Dahlem** (durch G. HÖSTERMANN und H. POTTHOFF),

Schumacher, Dr. **W.,** Assistent am Botanischen Institut der Universität in **Bonn,** Meckenheimer Allee 35, I (durch S. V. SIMON und J. FITTING),

Utermöhl, Dr. **Hans,** Assistent an der Hydrobiologischen Anstalt der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft in **Plön i. H.** (durch E. KOLUMBE und C. HOFFMANN).

Zu ordentlichen Mitgliedern werden ernannt:

Fedtschenko, Boris, Universitäts-Professor in **Petersburg (Leningrad),**
Weißflog, Dr. **Johannes,** in **Knehden** bei Templin,
Zycha, Herbert, cand. rer. nat. in **Bonn.**

Mitteilungen.

I. N. Hamorak: Ein neuer Transpirograph.

(Mit 5 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 19. Dezember 1927. Vorgetragen in der Dezembersitzung.)

Wie aus der umfangreichen Literatur über den Wasserhaushalt der Pflanzen zu ersehen ist, wurde den automatischen, selbstregistrierenden Apparaten zur Messung der Transpiration viel Aufmerksamkeit gewidmet. Eine Übersicht dieser Apparatur findet man bei BURGERSTEIN (1), GRAFE (4, 5), sowie in der Arbeit von BRIGGS und SHANTZ (3). Obschon solche Versuche bis auf VESQUE (7) zurückreichen, fanden die bis jetzt beschriebenen Apparate mit wenigen Ausnahmen keine größere Verbreitung. Als eine der Ursachen, warum man die gewöhnliche Abwägung der automatischen vorgezogen hat, ist wohl dieser Umstand zu betrachten, daß bei automatischen Apparaten nicht nur die wirklichen Veränderungen des Gewichtes, sondern auch zufällige Erschütterungen mitregistriert werden.

Man hat versucht, diesem Übel durch Konstruktion der sogenannten „Dämpfer“ vorzubeugen (2). Die mit den Wagschalen verbundenen Metallplatten bewegen sich dabei in einer dicken Flüssigkeit, z. B. Glyzerin. Auf diese Weise werden geringe zufällige Erschütterungen der Wage gedämpft. Es ist aber leicht einzusehen, daß nicht weit vor der „Schwelle“ der Registrierung auch eine geringe zufällige Erschütterung genügt, damit die Registrierung stattfindet. Übrigens arbeitet die mit solchen Dämpfern versehene Wage viel träger, wodurch manchmal die Möglichkeit einer öfteren Registrierung vereitelt werden kann.

Die obengenannten Ursachen bewogen mich, einen neuen Transpirographen mit einem neuen Dämpfer zu konstruieren.

Bestandteile dieses Apparates sind folgende:

1. Chemisch-technische Wage.
2. Kontaktvorrichtung.
3. Tropfvorrichtung.
4. Elektromagnetischer Dämpfer.
5. Registriervorrichtung.
6. Akkumulatorenbatterie.

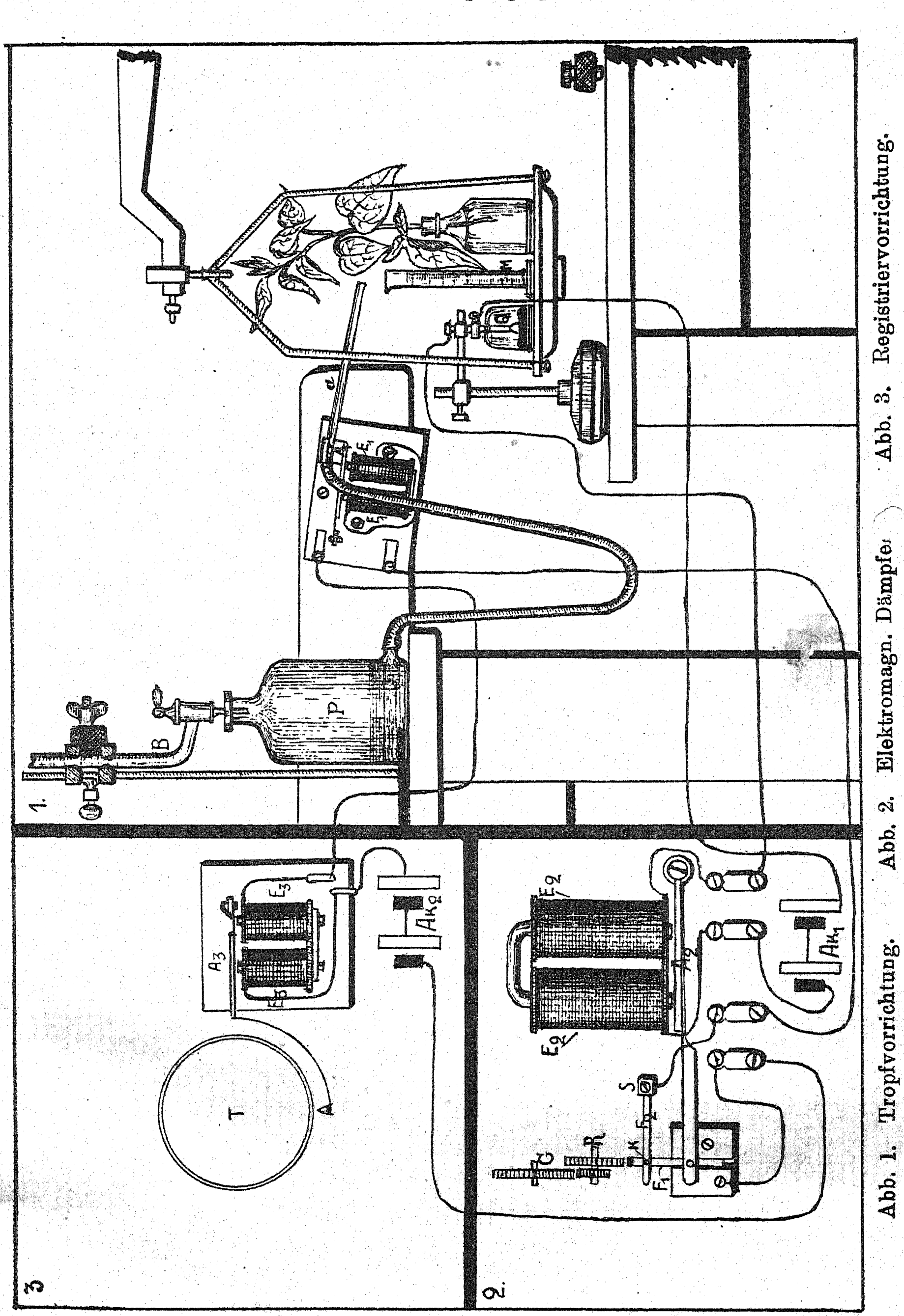


Abb. 1. Tropfvorrichtung. Abb. 2. Elektromagn. Dämpfer. Abb. 3. Registriervorrichtung.

Wie auf der schematischen Abbildung 1 zu sehen ist, befindet sich auf einer Wagschale die Pflanze, deren Transpiration gemessen wird. Infolge des Gewichtsverlustes bei der Transpiration geht

diese Wagschale in die Höhe, und demzufolge tauchen beide Platindrähte der Kontaktvorrichtung in das Quecksilber Q hinein. Durch diesen Kontakt wird der Strom der Akkumulatorenbatterie Ak_1 geschlossen und durch den elektromagnetischen Dämpfer (2) geleitet.

Die Konstruktion des elektromagnetischen Dämpfers wird aus der schematischen Abb. 2 verständlich. Wenn der Kontakt infolge der Hebung der Wagschale zustandekommt, wird der Strom durch die Elektromagnete E_2 E_2 geleitet. Der Anker A_2 wird an den Elektromagnetenkern herangezogen und die mit dem Anker zusammenhängende Feder F_1 vorgeschoben. Durch diese Bewegung wird der Gummiteil am Ende der Feder F_1 fest an das feingezähnte Rad R des Uhrmechanismus angepreßt und infolge der Bewegung dieses Rades in die Höhe gehoben. Nach einer bestimmten Zeit (deren Dauer mit Schraube S reguliert werden kann) kommt die Feder F_1 in Berührung mit der Feder F_2 vermittels eines Silberkontaktes K. Dadurch wird ein zweiter Strom (der Akkumulatorenbatterie Ak_2) geschlossen. Dieser Strom setzt die Tropfvorrichtung und die Registriervorrichtung in Bewegung.

Die Tropfvorrichtung wurde schon bei einem anderen Apparat beschrieben (6). Diese Vorrichtung (Abb. 1) funktioniert nach dem Prinzip der kommunizierenden Gefäße. An dem Anker A_1 ist ein horizontales Glasrohr a angebracht. Vermittels eines Gummischlauches ist dieses Glasrohr mit der Flasche P verbunden, in welcher sich das Paraffinöl befindet. Das Niveau des Paraffinöls wird derart reguliert, daß das Paraffinöl aus dem Rohr a in normaler Lage nicht fließt. Werden aber die Elektromagnete E_1 E_1 durch einen elektrischen Strom aktiviert, dann senkt sich das Rohr a unter das Niveau des Paraffinöls in der Flasche, und das Paraffinöl fällt in Form eines Tropfens in den Meßzylinder M herunter. Derselbe Strom, welcher die Senkung des Rohres a verursacht, aktiviert aber auch die Elektromagnete E_3 E_3 der Registriervorrichtung (Abb. 3), wodurch die Schreibfeder in Bewegung gesetzt wird und einen Punkt auf dem Papier der Trommel T aufzeichnet.

Das Herunterfallen des Tropfens[1]) verursacht die Senkung der Wagschale mit der Pflanze. Dadurch wird der Kontakt der Platindrähte mit dem Quecksilber Q unterbrochen und die ganze Apparatur (Dämpfer, Tropfvorrichtung, Registriervorrichtung) außer Bewegung gesetzt.

---

1) In meinen Versuchen war das Gewicht der Tropfen bei Zimmertemperatur durchschnittlich 23 mg.

Zufällige Erschütterungen versetzen die Wagschalen in eine balancierende Bewegung. Da die Kontakte mit Quecksilber (Q) bei

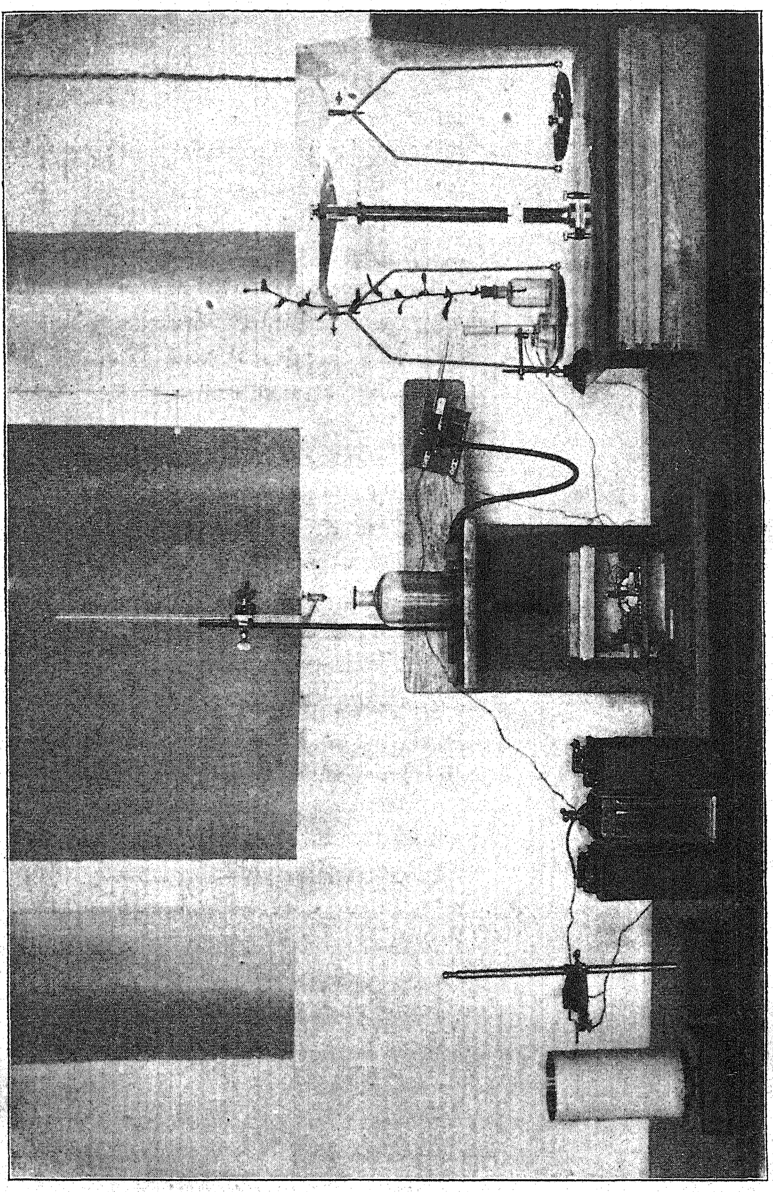


Abb. 4. Totalansicht des Apparates.

solchen Erschütterungen von kurzer Dauer sind, kommt es nur zur Aktivierung der Elektromagnete E_2 E_2, nicht aber zum zweiten Kontakt (K). Demzufolge verbleiben die in den zweiten Stromkreis

Abb. 5. Registrierungen einiger Laboratoriumsversuche.

eingeschalteten Apparate (Tropf- und Registriervorrichtung) in Ruhe. Diese Apparate kommen in Bewegung erst bei einem länger andauernden Kontakt auf der Wage, d. h., wenn die Wagschale infolge eines stabilen Gewichtsverlustes in die Höhe kommt[1]).

Damit die Tropfvorrichtung richtig funktioniert, muß man darauf achten, daß die Niveauhöhe des Paraffinöls großen Schwankungen nicht unterworfen werde. Von Zeit zu Zeit wird also das Quantum des hineingetropften Paraffinöls im Meßzylinder M abgelesen und dieselbe Menge des Paraffinöls von der Bürette B in die Flasche P nachgegossen.

Bei meinen früheren Versuchen (6) benutzte ich Wassertropfen, ähnlich wie es BLACKMANN und PAINE (2) taten, zum Äquilibrieren der Wage. Versuchsfehler, welche durch Verdunstung des Wassers zustandekommen, bewogen mich aber, das Paraffinöl zu gebrauchen. Selbstverständlich kann auch Wasser bei derselben Versuchsanordnung verwendet werden, was besonders zum Gleichhalten der Feuchtigkeit in den Vegetationsgefäßen von Wichtigkeit ist. Dann läßt man Wasser direkt in das Vegetationsgefäß hineintropfen.

Auf der Abb. 5 sind Registrierungen einiger Laboratoriumsversuche zu sehen.

Versuch 10. 14. V. 1927. Versuchsobjekt: Ein Zweig von *Aesculus Hippocastanum.*

Versuch 11. 15. V. 1927. Ein Zweig von *Acer Negundo.*

Versuch 12. 16. V. 1927. Ein Zweig von *Berberis vulgaris.*

Versuch 13. 17. V. 1927. Derselbe Zweig.

Versuch 15. 19. V. 1927. Derselbe Zweig.

---

1) Die einzelnen Bestandteile des Apparates (Tropfvorrichtung, Registriervorrichtung) werden von der Firma PAUL ALTMANN (Berlin NW 6) angefertigt.

Aus dem Transpirationsverlauf sieht man, daß die Transpiration am stärksten zwischen 12 und 15 Uhr war. Während der Nacht waren die Transpirationsraten bedeutend geringer. Die Transpiration des *Berberis*zweiges war am 4. Tage des Versuches wesentlich geringer als am ersten.

Ein Teil der hier beschriebenen Apparate wurde von mir konstruiert während meines Aufenthaltes im Pflanzenphysiologischen Institut der Berliner Universität. Es ist mir eine angenehme Pflicht, bei diesem Anlaß Herrn Institutsdirektor Prof. Dr. H. KNIEP für sein freundliches Entgegenkommen meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Botanisches Laboratorium des Landwirtschaftlichen Institutes in Kamenetz-Podolsk (Ukraine).

Literatur.

1. BURGERSTEIN, A., Die Transpiration der Pflanzen. Bd. 1 1904, Bd. 2 1920, Bd. 3 1925.
2. BLACKMAN, V. H. and PAINE, S. G., A recording transpirometer. Ann. of Bot. 28, 1914.
3. BRIGGS and SHANTZ, An automatic transpiration scale of large capacity for use with freely exposed plants. Journ. of Agricultur. Res. Washington, 5, 1915.
4. GRAFE, V., Ernährungsphysiologisches Praktikum. 1914.
5. GRAFE, V., Messung der Gas- und Wasserbewegung im Pflanzenorganismus. Handbuch der biolog. Arbeitsmethoden. Abt. XI, Teil 2. 1920.
6. HAMORAK, N., Ein neuer Apparat zur Messung der Transpiration der Pflanzen. Mitteilungen des Landw. Institutes zu Kamjanetz-Podolsk, Bd. III. J. 1926.
7. VESQUE, M. J, L'absorption comparée directement à la transpiration. Annales des sciences naturelles. Botanique. Vol. VI. 1878.

2. E. Jahn: Myxomycetenstudien.

12. Das System der Myxomyceten.

(Mit Tafel I.)

(Eingegangen am 24. Dezember 1927. Vorgetragen in der Dezembersitzung.)

Wenn man die Gattungen als das Gerüst eines jeden Systems betrachtet, dann ist der Begründer des Systems der Myxomyceten ELIAS MAGNUS FRIES. „Mit bewundernswertem Scharfblick", sagt DE BARY, „sind in seinem Systema mycologicum die Gattungen durchaus naturgemäß festgestellt." Diese Gattungen hat er damals (III. Bd. S. 74) zu 4 Tribus vereinigt: 1. *Aethalini* (mit *Lycogala*, *Reticularia*, *Aethalium*, *Spumaria*). 2. *Physarei* (*Didymium*, *Diderma*, *Physarum*, *Craterium*). 3. *Stemonitei* (*Diachea*, *Stemonitis*, *Dictydium*, *Cribraria*). 4. *Trichiacei* (*Arcyria*, *Trichia*, *Perichaena*, *Licea*).

Nach genauer Prüfung der mikroskopischen Merkmale ist dieses System später von DE BARY und seinem Schüler ROSTAFINSKI allmählich verbessert worden. Die *Aethalini* wurden aufgelöst, von den Stemoniteen wurden die Cribrarieen und von den *Trichiacei* die Gattung *Licea* getrennt. In der Monographie vom Jahre 1875 ist dann ROSTAFINSKI noch über die Vereinigung zu Tribus hinausgegangen. Er faßt sämtliche Formen mit inneren Sporen zu 2 Hauptreihen zusammen, die auf die Farbe der Sporen gegründet sind: Amaurosporeae und Lamprosporeae. Jede dieser Gruppen wird nach der Beschaffenheit des Capillitiums dichotomisch weiter eingeteilt. Diesem System, das jedenfalls den Vorzug der Einfachheit hat, liegt auch der richtige Gedanke zugrunde, daß die Amaurosporeae (Physareae und Stemoniteae) zweifellos zusammengehören. Dagegen haben fast sämtliche Autoren, die sich zur Systematik der Myxomyceten geäußert haben (ZOPF, SCHROETER, MACBRIDE, TORREND), an den Lamprosporeae Anstoß genommen. ROSTAFINSKI hat, ohne es zu wollen, selbst gezeigt, zu welch unnatürlichen Gruppierungen sein Schema führt: Er hat *Licea pusilla*, deren Beziehung zu *L. minima* unverkennbar ist, wegen angeblich dunkler Sporenfarbe in einer andern Reihe untergebracht und die Gattung *Reticularia* zu den Lamprosporeen versetzt, obwohl ihre Sporenfarbe der vieler Stemoniteen gleicht. Noch viel bedenklicher scheint es mir, daß ein solches dichotomisches Schema der Hauptaufgabe eines natürlichen Systems nicht gerecht wird, die primitiven

Formen von den abgeleiteten zu sondern und eine Vorstellung von der Entwicklung und den Beziehungen der Gattungen zu geben.

Obenan als Weiser für die systematische Stellung einer Gruppe steht die Entwicklungsgeschichte. Schon in DE BARYs berühmter Abhandlung finden sich Hinweise auf ihre Wichtigkeit, aber noch heute sind unsere Kenntnisse über viele Formen sehr mangelhaft. Bei *Ceratiomyxa*, der einfachsten Gattung der eigentlichen Myxomyceten, machen die Kerne kurz vor der Sporenbildung dieselbe Reduktionsteilung durch wie bei den übrigen Gattungen, und in die Sporenanlagen wandert je ein Kern hinein. Dieser teilt sich aber nach einiger Zeit noch zweimal, so daß die Spore 4 Kerne enthält. Bei der Keimung entstehen aber 8 Schwärmer, weil jeder dieser 4 Kerne sich noch einmal teilt. Eine Spore der übrigen höheren Gattungen ist also homolog der einkernigen Sporenanlage von *Ceratiomyxa*. Bei ihnen kommt im allgemeinen aus der Spore schon ein Schwärmer mit einer Geißel heraus. Die Fähigkeit zur Geißelbildung, die bei *Ceratiomyxa* erst der 3. Kerngeneration nach dem reduzierten Kern verliehen ist, kommt bei den höheren Gattungen diesem selbst zu, ist also um 3 Generationen heraufgerückt. Es fragt sich zunächst: Gibt es außer dem Typus *Ceratiomyxa* und dem der höheren Myxomyceten Keimungsformen, die man als Zwischenstufen zwischen beiden deuten könnte?

DE BARY (I.) hat zwar eine genaue Schilderung des Keimungsvorgangs gegeben, über eine wichtige Frage ist er aber hinweggegangen — wahrscheinlich, weil die optischen Hilfsmittel damals nicht zureichten —, das ist die Frage, ob die Geißel der Schwärmer vor oder nach dem Ausschlüpfen gebildet wird. Ich habe früher (IV.) darauf hingewiesen, daß sich bei der Keimung 2 verschiedene Typen unterscheiden lassen. Es gibt Gattungen, deren Sporen eine Amöbe heraustreten lassen. Diese liegt zuerst ruhig, fängt dann an, sich zu strecken und zu winden und stößt in etwa 20 Minuten vor den Augen des Beobachters die Geißel heraus. Ich will diesen Keimungstypus, den ich in den Figuren 3 und 4 abgebildet habe, den Typus I nennen. Ihm steht der Typus II gegenüber, bei dem aus der Sporenhülle schon ein Schwärmer mit fertiger Geißel herauskommt. Ein Beispiel (*Didymium nigripes*) ist in Fig. 1 (Taf. I) abgebildet. Beide Typen unterscheiden sich auch durch andere morphologische und physiologische Kennzeichen. Die Sporenhäute des Typus I sind oft nur zur Hälfte verdickt und

mit Warzen und Leisten versehen, der andere Teil bleibt zart und wird bei der Keimung zerrissen. Beim Typus II dagegen (Fig. 1 u. 2) finden sich die Leisten oder Warzen auf der ganzen Oberfläche der Sporenhaut. Wenn sie sich bei der Keimung öffnet, klafft sie mit einem Riß; durch ihn zwängt sich ein Schwärmer hindurch, der schon im Besitz einer Geißel ist. Dementsprechend brauchen die Sporen des Typus I vom Augenblick der Benetzung bis zum Ausschlüpfen nur eine verhältnismäßig kurze Zeit (frische Sporen von *Reticularia lycoperdon* kann man schon 7 Minuten nach der Befeuchtung zum Keimen bringen), während die des Typus II unter den gleichen Bedingungen mindestens eine Stunde brauchen. Endlich läßt sich zeigen, daß der Typus I schon durch eine schwache Rohrzuckerlösung an der Keimung gehindert wird. Ersetzt man diese bei *Reticularia* durch Wasser, so tritt in 1—3 Minuten die Keimung ein[1]). Dagegen muß man beim Typus II eine weit stärkere Konzentration der Zuckerlösung anwenden, wenn man die Keimung verhindern will.

Außer diesen beiden Typen hat DE BARY damals noch zwei weitere unterschieden. Es kommen Sporen vor, die 2 Schwärmer entlassen (Typus III). Sie sind namentlich bei Physareen und Stemoniteen nicht selten, finden sich aber selten ausschließlich bei einer Art (Fig. 2), sondern nur neben solchen Sporen, die nur einen Schwärmer ausschlüpfen lassen. Ich erinnere mich, nur einmal, nämlich bei *Badhamia ovispora*, beobachtet zu haben, daß aus sämtlichen Sporen, die ich keimen sah, je 2 Schwärmer herauskamen. Der sehr wichtige Fall, daß eine Amöbe herauskommt, die sich sogleich teilt und 2 Schwärmer liefert, ist mir mit Sicherheit nicht bekannt geworden. Ich vermute, daß er vorhanden ist.

---

1) CONSTANTINEANU (II.) hat später meine Versuche wiederholt und außer der osmotischen Wirkung des Rohrzuckers auch die isotonischer Mineralsalze (Dikaliumphosphat) geprüft. Er findet „in Lösungen von verschiedenem osmotischen Druck eine gleiche Anzahl Keimungen", in solchen von demselben osmotischen Wert stets eine günstige Wirkung des Rohrzuckers. „Also muß die Frage des osmotischen Drucks noch offen bleiben." Er hat mich hier und ebenso an verschiedenen anderen Stellen meiner allerdings sehr kurzgefaßten Mitteilung gar nicht verstanden. Es handelt sich natürlich um die Grenzwerte, die eine Keimung verhindern. Versuche mit anorganischen Salzen habe ich damals auch gemacht. Es zeigte sich, daß sie durch die Sporenhaut, die hier als semipermeable Membran dienen muß, so schnell diffundieren, daß sie für osmotische Versuche unbrauchbar sind. Auch der obige Versuch mit Rohrzucker gelingt nur dann, wenn man die Sporen nur einige Stunden darin liegen läßt. Bei längerer Einwirkung dringen auch die großen Moleküle des Rohrzuckers langsam ein, und der Versuch mißlingt.

Denn er würde den Übergang zum Typus IV bilden. Bei diesem kommt aus der Spore auch ein begeißelter Schwärmer heraus, er stößt aber gleichzeitig ein Schleimkügelchen aus. DE BARY betont, daß er (I. S. 78) diesen Ausdruck nach dem Vorgange CIENKOWSKIs brauche, ohne über die Natur der Substanz ein Urteil abgeben zu wollen. In der Tat sieht man an gefärbten Präparaten, daß es sich um eine mehr plasmatische Substanz handelt. Genaue Untersuchungen bei den nach diesem Typus keimenden Arten (*Didymium difforme*, Physareen) liegen nicht vor, man geht wohl aber nicht fehl, wenn man auch in diesem Vorgang eine Methode möglichst frühzeitiger Geißelbildung erblickt.

Es fragt sich nun, ob wir in einem dieser Typen eine Zwischenstufe zwischen dem Keimungstypus *Ceratiomyxa* und dem der höheren Gattungen erkennen können. Biologisch ist der Entwicklungsgang der Myxomyceten offenbar ähnlich vor sich gegangen wie etwa bei den Basidiomyceten. Es besteht die Tendenz, die Sporenbildung, die ursprünglich einfach auf der Oberfläche der Fruchtlager stattfindet, in geschützte Räume (Röhren, Lamellen, Sporangien) zu verlegen. Da die Myxomycetensporen gleichzeitig mit zweckmäßigeren Membranen versehen wurden, war es nicht mehr möglich, innerhalb der Sporenhaut noch zwei Kernteilungen stattfinden zu lassen. Die Sporen blieben also einkernig, die späteren Teilungen mußten bei der Keimung nachgeholt werden. Es bildete sich dann vielleicht eine vierkernige Amöbe oder 4 Amöben, die je 2 Schwärmer lieferten. Da aber bei der Wasserkeimung die Bildung unbeweglicher Stadien unzweckmäßig ist, wurde ähnlich wie bei der Spermidienbildung innerhalb der Cormophytenreihe die Geißelbildung weiter zurückverlegt und schließlich schon die erste aus der Spore kommende Kerngeneration zur Schwärmerbildung befähigt.

Es ist klar, daß der Typus I unter den jetzt bekannten Keimungsformen der ursprünglichste ist. Er keimt noch mit einer Amöbe. Ihm folgt Typus III, der zwar Schwärmer noch in der 2. Kerngeneration hat, aber neben dem Typus II bei denselben Arten vorkommt. Auch der noch näher zu untersuchende Typus IV scheint von gleichem Range zu sein. Wenn der Typus II rein bei einer Art ausgebildet ist, dann würde er die am meisten vorgeschrittene Form darstellen.

Ich habe die Keimung nach dem Typus I bisher bei folgenden Arten beobachtet: *Reticularia Lycoperdon, Enteridium Rozeanum, Comatricha longa. Comatricha nigra* zeigt die Erscheinung aber nicht. Es ist zu beachten, daß die Gattung *Comatricha* künstlich

ist, und daß *C. longa*, wie auch Frl. LISTER richtig bemerkt, habituell von den übrigen Arten abweicht und mehr an eine primitive Stemonitisart erinnert.

Das auf die Keimung folgende Stadium der Plasmodienbildung verläuft zwar bei den verschiedenen Gruppen durchaus nicht in derselben Weise, es ist aber so mangelhaft bekannt, daß es hier übergangen werden muß. Auch über die Plasmodien selbst wissen wir verhältnismäßig wenig. Doch wären hier vor allem die der Cribrariaceen zu nennen; neben den Kernen führen sie im Plasma eigentümliche Körnchen — Plasmodienkörner, Dictydinkörner —, die bei Kernfärbungen sich ähnlich wie Chromatophoren mitfärben und schon in den Sporen vorhanden sind. Da auch die Sporangien nach einem eigenen Plane gebaut sind, so kann man mit einer gewissen Berechtigung dafür eintreten, daß die Gruppe allen andern Reihen der Myxomyceten gegenübergestellt werden kann. Leider ist über die Keimung nichts bekannt. Ich habe zwar bei Arten aller drei Gattungen Schwärmer beobachtet; da aber die Sporen stets nur in geringer Zahl und regellos keimen, habe ich den Vorgang selbst nicht verfolgen können.

Es käme dann die Periode der Fruchtbildung. Sie erfolgt in Äthalien oder in Sporangien. Äthalien sind Sammelsporangien, und schon DE BARY hat nachgewiesen, daß die Jugendzustände selbst völlig verwachsener Äthalien, wie die der Gattung *Lycogala*, stets die darmartig gewundenen Schläuche der Anlagen von Einzelsporangien erkennen lassen. Man könnte daraus die Folgerung ziehen, daß alle Äthalien sekundär aus verwachsenen und rückgebildeten Einzelsporangien entstanden sind. Diese Folgerung ist sicher falsch. Die große Mehrzahl aller Äthalien stellt einen primitiven, keinen reduzierten Zustand dar. Die Schläuche, die sich in allen jungen Äthalien finden, entsprechen den Adern, mit denen die Plasmodien kriechen. Ein kräftiges Plasmodium, das auf gutem Nährboden in einer bestimmten Richtung vorwärts kriecht, bildet parallele Hauptadern von ganz bestimmter Dicke. Sie entsprechen den Schläuchen, mit denen es während der Fruchtbildung aus dem Substrat herauskommt. Dem Anschein nach verfügt es über kein anderes Mittel, größere Mengen des Plasmas emporzubefördern. Die Auflösung und Verteilung dieser Masse zu einzelnen Tröpfchen, die zu Sporangien werden, ist eine spätere, vollkommnere Form der Fruktifikation.

Die Keimungstypen beweisen dasselbe. Zum primitiven Typus I gehören entweder Äthalien oder äthalioide Formen.

Ebenso läßt sich zeigen, daß bei der Anordnung der Gattungen nach der Differenzierung der Peridie und des Capillitiums stets die primitiven Formen gleichzeitig Äthalien sind oder mindestens Sammelsporangien bilden. Die Stemoniteen beginnen mit *Brefeldia*, die Cribrariaceen mit *Lindbladia*, die Margariteen mit *Dianema*, die Trichiaceen mit *Oligonema*, die Arcyriaceen mit *Minakatella*, alles Gattungen mit gehäuften oder völlig verwachsenen Sporenbehältern.

Wenn die Fruchtbildung in Sporangien erfolgt, ist die Art der Stielbildung ein wichtiges, entwicklungsgeschichtliches Merkmal. Bei der Mehrzahl der Formen (Cribrariaceen, Physareen, Trichiaceen) geht sie in der Weise vor sich, daß die Basalhaut des Plasmatropfens, der das Sporangium anlegt, zusammengefaltet wird, während das Plasma herauswandert. Ganz abweichend verhalten sich die Stemoniteen. Sie bilden im Innern des Tropfens einen Stiel und klettern an ihm empor. Sie zeigen also auch hier, ebenso wie bei den Keimungstypen, ein besonderes Verhalten.

Die Entwicklung des Capillitiums läßt sich nur im Zusammenhang mit dem fertigen Zustand des Fruchtkörpers besprechen. Neben dem Faserwerk ist hier auch die Beschaffenheit der Peridie von Wichtigkeit und als systematisches Merkmal verwandt worden.

Was zunächst das Auftreten des Capillitiums betrifft, so lassen sich 3 Fälle unterscheiden: 1. gänzlicher Mangel, 2. das Pseudocapillitium, 3. das echte Capillitium. In den Familien der Liceaceen und Cribrariaceen fehlt das Faserwerk den Sporangien vollständig. Der nützliche Begriff des Pseudocapillitiums ist, soviel ich sehe, zuerst in der LISTERschen Monographie angewandt worden. Gemeint sind damit die Wandungen der Sporangien innerhalb der Äthalien. Sie sind bei manchen Gattungen, wie bei *Tubifera* und *Enteridium*, noch deutlich als solche zu erkennen, bei andern werden sie in Fetzen aufgelöst und sehen im reifen Zustande nach der Entfernung der Sporen wie ein echtes Capillitium aus (*Reticularia*); erst die Entwicklungsgeschichte zeigt ihren wahren Charakter. Bei andern werden nur bestimmte Längslinien der Sporangienwand verdickt. Diese Tendenz, die schon bei Dictydiaethalium angedeutet ist, führt schließlich dazu, daß bei solchen Schläuchen, die locker im Äthalium liegen, nur die an die Zwischenräume grenzenden Wandungen verdickt werden. Dadurch werden diese Intersporangialräume zu hohlen Schläuchen mit verdickten Wandungen, während die Individualität der Sporangienschläuche

im reifen Zustand nicht mehr erkennbar ist. So ist das Pseudocapillitium der Gattung *Lycogala* entstanden.

Die Äthalien mit echtem Capillitium, also mit einem Faserwerk innerhalb der Plasmaschläuche, können vereinzelt sekundär durch Rückbildung aus wieder verwachsenen Sporangien entstanden sein. Es ist nicht ausgeschlossen, daß *Fuligo septica*, das häufigste aller Äthalien, so abzuleiten ist. In den meisten Fällen stellen aber derartige Formen Übergangsbildungen vom Äthalium zum Sporangium dar.

Beim echten Capillitium können wir 3 Formen unterscheiden: die einfachen Fasern, die mit Kalk gefüllten Röhren oder Blasen der Physareen, die meist mit einfachen Fasern in Verbindung stehen, die hohlen Röhren der Trichiales. Die erste und dritte Form können wir von entsprechenden Bildungen des Pseudocapillitiums ableiten. Wir brauchen nur anzunehmen, daß die Wandfasern von *Reticularia* und die Wandröhren von *Lycogala* gleichsam in das Innere der Sporangien hineingezogen worden sind. Die Entwicklung des Sporangienstiels bei *Stemonitis* und *Comatricha* spricht für diese Ansicht. In der Mittelachse des Plasmatropfens bilden sich Vakuolen, in denen von der Basis aus aufwärts die Fasern des Stiels abgeschieden werden. Einen Fall von einfacher Röhrenbildung in einem Sporangium haben wir bei *Tubifera Casparyi*.

Über die Bedeutung der Fasern der Physaraceen bestehen dagegen verschiedene Ansichten. Das Capillitium der Gattung *Badhamia* setzt sich aus Röhren und Blasen zusammen, die mit Kalk gefüllt sind. Da es in der Tat einen unförmigen und ursprünglichen Eindruck macht, sehen verschiedene Autoren in ihm den primitivsten Zustand des Capillitiums überhaupt. „Das Vorhandensein von Kalk“, sagt Macbride (VI. S. 22), „ist das Zeichen einer weniger durchgeführten Differenzierung.“ Schroeter dagegen (IX.) betrachtet die Physareen als die höchst stehende Familie und setzt sie an das Ende seines Systems.

Wenn man den Grad der morphologischen Differenzierung als maßgebend betrachtet — offenbar ist Schroeter vorwiegend durch diesen Gedanken geleitet worden —, dann muß man zugeben, daß die Physaraceen in mancher Beziehung alle Familien übertreffen. Ausgestaltungen der Peridie, Aufspringvorrichtungen, Deckelbildungen kommen in solcher Vollendung sonst nicht vor.

Stellt man mehr den vergleichend morphologischen Gesichtspunkt voran, so sind die Didymiaceen die Parallelfamilie der Physaraceen. Beide führen im Plasmodium Kalk, die einen lagern

ihn während der Fruchtbildung in der Peridie, die andern im Capillitium ab. In beiden Fällen entsteht das Capillitium in Vakuolen. Dadurch, daß diese Vakuolen bei *Badhamia* gleichzeitig zur Kalkablagerung benutzt werden, erhalten sie einen niederen morphologischen Charakter. Die einfachen Didymiaceen (*Leptoderma*) führen aber auf primitive Stemoniteen (*Lamproderma*, *Diachea* usw.). Die Wurzel von *Badhamia* würde also auch dort zu suchen sein. Dabei ist zu bedenken, daß die Gattung ebenso künstlich ist wie *Comatricha*. Das Capillitium, das den Gattungscharakter bildet, kommt auch bei *Craterium* und andern Formen vor. Es ist aber wohl möglich, daß einzelne Arten von *Badhamia*, wie z. B. *B. nitens*, gleich manchen Arten von *Comatricha* wirklich primitive Eigenschaften bewahrt haben.

Darüber würde vor allem die Entwicklungsgeschichte Auskunft geben. Für die meisten Gattungen gibt sie der SCHROETERschen Ansicht recht. Denn die Keimungsformen, die beobachtet sind, folgen niemals dem ersten, sondern stets den anderen Typen. Dazu stimmt auch, daß ein Äthalium mit *Badhamia*capillitium nicht bekannt ist.

Noch wichtiger für die Beurteilung der systematischen Stellung der Physaraceen sind aber die physiologischen Fähigkeiten, die von den Plasmodien entwickelt werden. Wir finden ökologische Anpassungen, die in andern Gruppen nur bei vereinzelten Gattungen vorkommen oder überhaupt fehlen; es sind das z. B. die Lebensweise auf Grashalmen, die auf Kräutern, welche im Gebirge durch eine lange Schneedecke erstickt sind, in Hochmooren, auf Pilzen, auf Flechten, auf Baumrinden. Zwischen dieser Vervollkommnung der physiologischen Fähigkeiten der Plasmodien, sehr mannigfache Substrate auszunutzen, und ihrem Kalkgehalt scheint ein Zusammenhang zu bestehen. Die meisten Familien der Myxomyceten sind ausschließlich oder vorwiegend holzbewohnend. Die Gattung *Trichia* ist z. B. mit fast all ihren Arten nur auf altem Holz zu beobachten. Eine der wenigen Arten, die auch auf andern Substraten vorkommen, und die ich wiederholt auf Kaninchendung gefunden habe, ist *Tr. contorta*. Die Fruchtkörper waren grau, und auf der Peridie saßen Kalkkristalle (vgl. V. S. 208). Etwas ähnliches ist für die Gattung *Perichaena* lange bekannt. Im Gegensatz zu den meisten Arcyriaceen vegetieren einige ihrer Arten (*P. corticalis* und *vermicularis*) auf alten Rinden, Kräuterstengeln usw. Hier findet man in der Peridie ebenfalls Kalkkristalle, aber bemerkenswerterweise nicht des Karbonats, sondern des Oxalats. Man kann leicht sehen, daß die kalkführenden Plas-

modien, wie das von *Badhamia utricularis*, Membranen sehr energisch angreifen können. Wenn wir auch über die Ernährungsphysiologie der Plasmodien nur wenig unterrichtet sind, so können wir doch vermuten, daß bei einem Teil derjenigen Arten, die das Holz als Substrat verlassen haben, eine Beziehung zwischen dem Besitz kräftig wirkender Enzyme und der Ansammlung unlöslicher Kalciumsalze (Karbonat, Oxalat) im Plasma besteht.

Ich halte es also nicht für richtig, die *Stemonitales* von den *Physarales* abzuleiten und diese voranzustellen, sondern betrachte die Physaraceen und Didymiaceen als Abkömmlinge niederer Stemoniteen.

Nach den entwicklungsgeschichtlichen Daten, die allerdings noch sehr der Ergänzung bedürfen, würde ich bei den höheren (endosporen) Myxomyceten folgende Reihen unterscheiden:

1. *Enteridiales* (ROSTAF. 1873). Familien: Reticulariaceae, Tubiferaceae, Lycogalaceae (?). Vollständige oder unvollständige Äthalien, Sporen mit Netzzeichnung auf dem größeren Teil der Oberfläche. Plasm. oft rosenrot. Keimungstypus meist I.

2. *Cribrariales.* Einzige Familie: Cribrariaceae. Dunkle Körner im Plasmodium. Die Beziehung zwischen *Enteridium* und *Lindbladia* zweifelhaft, vielleicht isolierten Ursprungs. Keimungstypus unbekannt.

3. *Stemonitales.* Familien: Amaurochaetaceae, Stemonitaceae, Collodermaceae, Echinosteliaceae. Sporen bräunlich bis violettbraun, Keimungstypus zum Teil noch I, Capillitium verzweigte derbe Stränge, vielfach von der Basis aus angelegt, auch der Sporangienstiel besteht aus in der Mittelachse angelegten Strängen. Beziehungen zu *Reticularia* wahrscheinlich.

4. *Physarales* (FRIES 1829). Familien: Didymiaceae, Physaraceae. Plasmodien mit Kalciumkarbonat. Sporen violettbraun. Stielbildung durch Faltung der Peridie. Keimungstyp II, III, IV. Abzuleiten von niederen *Stemonitales.*

5. *Liceales.* Familien: Liceaceae, Listerellaceae. Capillitium fehlend oder ganz eigenartig. Aufspringvorrichtungen und Deckelbildungen häufig. Keimungstypen unbekannt. Anschluß wohl an *Enteridium* und *Tubifera.*

6. *Margaritales.* Einzige Familien: Margaritaceae. Capillitium aus zarten Fäden bestehend. Keimungstypus und Entwicklung des Capillitiums unbekannt. Anschluß vielleicht bei *Dictydiaethalium* oder *Enteridium.*

7. *Trichiales* (FRIES 1829). Familien: Arcyriaceae, Trichiaceae. Capillitium hohle Röhren mit oft spiraligen Verdickungen, die sich in sehr merkwürdiger Weise entwickeln. Keimungstyp wohl meist II. Stielbildung durch Einfaltung der Peridie. Es bestehen wohl Beziehungen zu *Lycogala.*

Oben wurde schon darauf hingewiesen, daß die ursprünglichen Formen im allgemeinen holzbewohnend sind und erst die abgeleiteten sich anderen Substraten angepaßt haben. Es ist verständlich, daß ein halbflüssiger und leicht beweglicher Vegetationskörper wie das Plasmodium besonders dazu befähigt ist, die vielen verwertbaren Stoffe, die ein gestürzter Baum enthält, schnell auszunutzen. Es besteht aber noch ein anderer, sehr auffälliger Zusammenhang zwischen System und Substrat, das ist die Bevorzugung des Koniferenholzes. Sie findet sich bei den primitiveren Formen. In der ersten Reihe kommt sie bei *Enteridium* vor, bei den Cribrariaceen zeigen sie alle Gattungen, bei den *Stemonitales* ist sie weit verbreitet, bei den *Liceales* zeigen sie Arten von *Licea,* bei den *Margaritales Dianema corticatum,* nur bei den *Trichiales* besitzen sie noch einzelne Arten von *Trichia,* also die höher stehenden Formen.

Hann. Münden, Bot. Inst. d. Forstl. Hochschule.

Literatur.

I. A. DE BARY: Die Mycetozoen. Leipzig 1864.

II I. C. CONSTANTINEANU: Über die Entwicklungsbedingungen der Myxomyceten. Ann. mycolog. IV. 1906.

III. E. M. FRIES: Systema mycologicum. III. 1829.

IV. E. JAHN: Myxomycetenstudien. 4. Die Keimung der Sporen. Diese Ber. XXIII. 1905.

V. G. LISTER: A Monograph of the Mycetozoa. 3. Ed. 1925.

VI. TH. H. MACBRIDE: North American Slime-Moulds. 2. Ed. 1922.

VII. C. TORREND: Les Myxomycètes. Broteria. VI—VIII. 1907—09.

VIII. W. ZOPF: Die Pilztiere oder Schleimpilze. SCHENKs Handb. d. Bot. III. 1887.

IX. J. SCHROETER: Myxogasteres. Die nat. Pflanzenf. I. 1. 1889.

Erklärung der Tafel I.

Fig. 1. Aus der Sporenhülle herauskommender Schwärmer von *Didymium nigripes.* Getötet und gefärbt mit Eisenhämatoxylin.

Fig. 2. Dieselbe Art, ebenso behandelt. Spore mit 2 Schwärmern.

Fig. 3. a—g. Keimung und Geißelbildung bei den Schwärmern von *Comatricha longa.* Nach dem Leben.

Fig. 4. a—f. Dasselbe bei den Schwärmern von *Enteridium Rozeanum.* Nach dem Leben. Alle Figuren 3000:1.

---

3. Marie Lilienstern: Physiologische Untersuchung über Cuscuta monogyna Wahl.

(Biologisches Laboratorium am Staatsinstitut f. wissenschaftliche Pädagogik in Leningrad.)

(Eingegangen am 24. Dezember 1927. Vorgetragen in der Dezembersitzung.)

Die *Cuscuta* lenkte schon seit langer Zeit die Aufmerksamkeit nicht nur von Praktikern, sondern auch von Gelehrten auf sich und ist seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts Objekt von wissenschaftlichen Untersuchungen und Beobachtungen gewesen. Ihre Morphologie, Anatomie und Systematik wurden vielseitig untersucht, es wurde auch der Biologie des Windens viel Aufmerksamkeit gewidmet. Was aber ihre Physiologie anbetrifft, so ist sie viel weniger untersucht worden und ohne Anwendung der quantitativen Bestimmungsmethoden.

Hierfür ein Beispiel: GERTZ widmet eine Untersuchung dem Schutze, den Säuren, Alkaloide und ätherische Öle gegen *Cuscuta* gewähren, ohne die aktuelle Acidität des Saftes von einzelnen Pflanzen zu bestimmen. Derselbe Verfasser behauptet, daß bei ungenügender Ernährung der *Cuscuta* der Chlorophyllgehalt steige. Er führte aber keine quantitative Chlorophyllbestimmung aus, sondern er stellt seine Behauptung auf Grund der Farbenintensität des Stengels auf. PEIRCE kommt ebenfalls zu solcher Behauptung auf Grund eines speziell angestellten Versuches; seine Methodik ist aber ebenso unvollkommen wie die von GERTZ. Da es uns gelungen ist, über ein gesundes, stark entwickeltes Objekt zu verfügen, nahm ich eine kleine physiologische Untersuchung vor, um die Ergebnisse der anderen Forscher mittels quantitativer Methoden zu prüfen, und folgende physiologischen Probleme zu klären: die Wirkung der aktuellen Acidität, den Chlorophyllgehalt und die Aktivität der Peroxydase und Diastase, welche von PEIRCE bei *Cuscuta* festgestellt wurde.

Als Ausgangsmaterial diente *Cuscuta monogyna* Wahl., welche auf einem Lupinenbeet ausgesät wurde, sich üppig entwickelte und auf eine junge Pappel und einen Johannisbeerstrauch übersiedelte. Die Pappel ist eine Lieblingswirtspflanze für diese Art von *Cuscuta*, und da sie ihr besonders zusagt, so entwickelte sie sich besonders mächtig. Ende August war die Pappel vollständig zur Erde ge-

bogen und wie mit festen Schnüren umwunden. Die Versuche wurden von Ende August bis Mitte Oktober angestellt. Wegen der kurzen Versuchszeit können sie nur als Orientierungsversuche betrachtet werden.

I. *Cuscuta* und die Acidität der Wirtspflanzen.

Das pH wurde kolorimetrisch mittels „Folien-Kolorimeter nach WULF“ bestimmt. Diese Methode erwies sich als unersetzbar für diesen Zweck, weil sie das Bestimmen des pH unmittelbar in den Geweben gestattet; die ungewünschte Filtration kann auf solche Weise vermieden werden. Dabei erwies die elektrometrische Prüfung eine vollkommen befriedigende Genauigkeit. Die Bestimmungen wurden auf folgende Weise gemacht: Das Untersuchungsmaterial wurde im Porzellanmörser tüchtig zerrieben, die Folie hineingetaucht, nach einer Minute abgespült und mit der entsprechenden Skala verglichen. Massenhafte Bestimmungen des pH in den Geweben von *Cuscuta* und verschiedenen Wirtspflanzen (*Populus*, *Ripes*, *Polygonum hydropiper*, *Senecio vulgaris*, *Lupinus*, *Vicia Faba* u. a.) bewiesen eine beschränkte Amplitude des pH (6,2—6,4, Tab. 1). Die einzige Ausnahme bildeten die Stengel von *Cuscuta*, welche drei Wochen lang verdunkelt waren. Ihr pH betrug 5,8. Bei Keimlingen war die Acidität ebenfalls etwas höher, ihr pH betrug 5,8—6,0.

Nachdem wir die Beständigkeit des pH bei *Cuscuta* festgestellt hatten, wurden spezielle Versuche angestellt, um die Beziehungen von *Cuscuta* zu Pflanzen mit verschiedenem pH zu untersuchen.

Der vorgerückten Jahreszeit wegen verfügten wir nur über eine kleine Anzahl von Zimmerpflanzen und *Mentha piperita* auf einem Beete. Diese Versuche wurden mit abgeschnittenen Sproßspitzen angestellt. Die 15 cm langen Sprosse wurden leicht an den Stengeln von verschiedenen Pflanzen befestigt. Manche Forscher stellten fest, daß abgeschnittene *Cuscuta*sprosse eine Zeitlang Nutationsbewegungen ausführen können und zum Winden fähig sind. Unsere Resultate (Tab. 1) erwiesen, daß *Mentha piperita* die einzige Pflanze war, welche nicht nur das Winden, sondern auch die Bildung von Haustorien hervorrufen konnte. Ihr pH betrug 6,4.

GERTZ behauptet, daß die ätherischen Öle Schutzmittel gegen *Cuscuta* sind. Bei *Cuscuta monogyna* in unserem Versuch traf dies nicht zu. Alle anderen Pflanzen mit einer höheren Acidität sagten dem Schmarotzer nicht zu, er vermied den Kontakt mit ihnen, ließ eine Selbstverdauung der basalen Partien seiner Sprosse bemerken und ging bald zugrunde. Ich halte unsere

Versuche nicht für zahlreich genug, um eine Behauptung auszusprechen; ich vermute aber, daß das pH einer der Faktoren ist, die *Cuscuta* in der Wahl der Wirtspflanzen zu beeinflussen.

Tabelle 1. Die Beziehung von *Cuscuta monogyna* zum pH.

Benennung der Pflanzen	pH	Betragen von *Cuscuta*
Populus nigra	6.5	parasitiert und entwickelt sich mächtig.
Cuscuta	6 4	
Ribes nigrum	6.4	
Cuscuta	6.2	
Polygonum hydropiper	6.3	parasitiert.
Cuscuta	6.3	

Versuche mit abgeschnittenen Sprossen.

Benennung der Pflanzen	pH	Betragen von *Cuscuta*
Mentha piperita	6.4	windet und bildet Saugorgane.
Balsamine	6 0	windet nicht und geht zu Grunde.
Echeveria	5.2	
Pelargonium	4.1	
Begonia Rex	3.0	
Begonia primadonna	2 6	

II. *Cuscuta* und das Chlorophyll.

Die Frage nach dem Chlorophyllgehalt bei *Cuscuta* interessierte verschiedene Forscher, ihre Ergebnisse stimmen aber nicht überein. In den früheren Arbeiten wird *Cuscuta* als chlorophyllfreie Pflanze betrachtet, in den neuen Untersuchungen wird nicht nur die Anwesenheit von Chlorophyll, sondern auch die Abhängigkeit seines Gehaltes von verschiedenen Faktoren festgestellt. GERTZ bemerkte, daß die *Cuscuta* intensiver grün wird, wenn sie sich auf einer unpassenden Wirtspflanze oder überhaupt im Hungerzustande befindet. PEIRCE bestätigte dies in einem speziell angestellten Versuche und äußerte die Meinung, daß *Cuscuta* ein fakultativer Parasit sei. Im Jahre 1926 erschien in Krakau eine interessante Arbeit von W. STEC, welcher ebenfalls bemerkte, daß *Cuscuta lupuliformis* intensiv ergrünte, wenn die Wirtspflanze getötet wurde. Quantitative Chlorophyllbestimmungen fehlen, wie ich bemerkte, in der Literatur.

Deshalb schien es uns zweckmäßig, solche Analysen vorzunehmen. Die Chlorophyllbestimmung geschah mikrospektrokolorimetrisch nach der Methode von Prof. W. LUBIMENKO. Zuerst wurden die Analysen bei losen Stengeln und bei solchen vorgenommen, die mittels Saugorganen an der Wirtspflanze befestigt waren. Schon die äußere Betrachtung gestattete festzustellen, daß die letzten viel grüner waren. Unsere Analysen bestätigten das vollkommen (Tab. 1). Dies widerspricht ein wenig den Ergebnissen von GERTZ, da man vermuten muß, daß die losen Partien des Stengels sich in schlechteren Ernährungsbedingungen befanden, als die befestigten. Die mikroskopische Betrachtung erwies, daß sie weniger Stärke enthielten.

Außer diesen Bestimmungen wurde der Chlorophyllgehalt noch in Sprossen bestimmt, welche im Laufe von zwei Wochen in Reagenzröhrchen mit organischen und mineralischen Nährlösungen kultiviert wurden. Gleichzeitig bei dem Abbruch der Versuche wurde der Chlorophyllgehalt in einem identischen Sproß im Freien, also in natürlichen Verhältnissen bestimmt.

Die Versuchsanstellung war folgende: Eine möglichst große Anzahl vollständig identischer, apikaler, 15 cm langer Sprosse wurde in mit Lösungen gefüllte Reagenzröhrchen gebracht. Für jeden Versuch wurden nicht weniger als 10 Exemplare verwendet. Am Anfang des Versuches wurden das Frischgewicht und das Trockengewicht eines Sprosses bestimmt. Die Reagenzröhrchen standen in Ständern auf dem Fensterbrett bei Temp. 14° R.

An jedem Ständer waren Holzstäbchen befestigt. Die organischen Lösungen wurden täglich gewechselt. Bei dem Abbruch der Versuche wurden das Frisch- und Trockengewicht, der Chlorophyllgehalt und die Aktivität der Peroxydase und der Diastase bestimmt, außerdem wurde die Länge gemessen und auf Querschnitten die Reaktion auf Stärke ausgeführt. Es waren drei solche Versuche nach folgendem Schema angestellt:

I. Wasser.
Detmerlösung zweimal verdünnt.
" " " + 0,5% Sacharose.

II. Detmerlösung.
Detmerlösung + 0,5% Sacharose.
" , 0,5% Stärkekleister.

III. Licht, Detmerlösung.
Dunkelheit, Detmerlösung.
Licht, Detmerlösung + 0,5% Sacharose.
Dunkelheit, Detmerlösung + 0,5% Sacharose.

Diese Versuche zeigten folgendes:

1. Die Verlängerung der Sprosse war in allen Versuchen ungefähr dieselbe; am Ende des Versuchs betrug sie etwa 22 cm.

2. Die Stärke verschwand in allen Kulturen und das Trockengewicht sank auf 5—7%. (Das ursprüngliche Trockengewicht betrug 11—16%.)

3. Ein Winden der Sprosse umeinander und auch um die Holzstäbchen ließ sich bemerken. Die Sprosse in Sacharose bildeten beim Winden um die Holzstäbchen „sterile Saugorgane". Dieses stimmt mit den Ergebnissen von MOLLIARD überein, welcher ebenfalls die Bildung von „présuçoirs" bei Kulturen in Glukose bemerkte und behauptet, daß ihre Bildung nicht nur durch Kontaktreiz, sondern auch durch chemischen Reiz hervorgerufen werden kann.

Was den Chlorophyllgehalt in diesen Kulturen anbelangt, so wird er aus der Tabelle 2 ersichtlich.

Tabelle 2. Chlorophyllgehalt bei *Cuscuta monogyna.*

Datum	Beschreibung des Materials	Chlorophyll in Gramm auf ein Kilo Frischgewicht
18. IX.	Freier Stengel	0,055
	Befestigter Stengel (an Pappel)	0,09
24. IX.	Licht, freier Stengel	0,024
	„ „ „	0,022
	„ „ „	0,042
	Dunkelheit, freier Stengel	0,018
	„ „ „	0,009
	Licht, befestigter Stengel	0,037
	Dunkelheit, befestigter Stengel	0,057
26 IX.—2. X.	Kultur des Sprosses in Wasser	0,047
	„ „ „ „ Detmerlösung . . .	0,037
	Kultur des Sprosses in Detmerlösung + Sacharose	0,039
	Kontrolle	0,026
1. X.—17. X.	Kultur des Stengels in Detmerlösung . .	0,033
	Kultur des Stengels in Detmerlösung + Stärkekleister	0,033
12 X.—27. X.	Licht, Detmerlösung	0,096
	Dunkelheit, Detmerlösung	0,098
	Licht, Detmerlösung + Sacharose . . .	0,092
	Dunkelheit, Detmerlösung + Sacharose	0,098

Im Versuch I sehen wir, daß im Vergleich mit der Kontrolle in allen Sprossen der Chlorophyllgehalt stieg. Je weniger nahrhaft die Lösung, desto höher war der Chlorophyllgehalt. Der Sproß im Wasser war am reichsten an Farbstoff.

Im Versuch II war es nicht möglich, den Unterschied gegenüber der Kontrolle festzustellen, da die *Cuscuta* auf der Pappel zu dieser Zeit schon zu Grunde ging. Im Versuch III, welcher am 27. Oktober abgebrochen wurde, sank der Chlorophyllgehalt so bedeutend, daß es nicht möglich war, den Unterschied zu bestimmen. Deshalb gelang es uns nicht, zu entscheiden, ob die Ergebnisse von GERTZ und PEIRCE richtig sind. Jedenfalls ist es sicher, daß die Pflanze anders auf natürliche, als auf Versuchsbedingungen reagiert.

III. Die Aktivität der Peroxydase und Diastase bei *Cuscuta.*

Die Peroxydase wurde nach der Methode von BACH und SBARSKY mittels Oxydation des Pyrogallols in demselben Material wie das Chlorophyll bestimmt. Auch das pH von allen Lösungen wurde bestimmt, da festgestellt wurde, daß dieser Faktor nicht ohne Einfluß auf die Aktivität der Peroxydase bleibt. In parallelen Portionen wurde die Aktivität der Diastase bestimmt. Für die Diastasebestimmung wurde 1 g zerriebene Stengel im Laufe von zwei Stunden mit 20 ccm Wasser extrahiert und nach der Filtration das Volumen von 30 ccm eingestellt. Kolben mit 50 ccm Stärkekleister (0,5%) und 5 ccm Extrakt wurden in den Thermostaten bei 35° gestellt und alle 10 Minuten Proben entnommen und untersucht. Die Hydrolyse dauerte ca. drei Stunden. Die Aktivität der Peroxydase wurde in ccm $KMnO_4$ 0,1 n. auf ein Gramm Frisch- und Trockengewicht ausgedrückt. Die Aktivität der Diastase wurde nach der Zeit, welche für die volle Hydrolyse nötig war, beurteilt.

Die Tabelle 3 läßt für die beiden Enzyme folgendes bemerken:

1. Bei den Partien des Stengels, welche unmittelbar mit der Wirtspflanze innig durch Saugorgane verbunden sind, ist die Aktivität der beiden Enzyme höher, als in den freien Stengeln bei analogem pH.

2. In allen Kulturen in Reagenzröhrchen stieg die Aktivität der Peroxydase bedeutend. Wie oben erwähnt wurde, befanden sich alle Sprosse in ungünstigen Bedingungen und hungerten. In der Literatur fand ich keine Notizen über die Wirkung innerer

Tabelle 3. Die Aktivität von Peroxydase und Diastase bei *Cuscuta monogyna.*

Datum	Beschreibung des Materials	Peroxydase ccm $KMnO_4$ $^1/_{10}$n auf 1 g Frischgewicht	Peroxydase ccm $KMnO_4$ $^1/_{10}$n auf 1 g Trockengewicht	ccm $KMnO_4$ für die Oxydation der organischen Stoffe bei inaktivierter Portion	Diastase	pH	Trockengewicht
18. IX.	Freier Stengel	—	—	†	†	6.3	
18. IX.	Befestigter Stengel (an Pappel)	—	—	*	††	6.3	
5. X.	a) Licht, freier Stengel	17,5	160	1,6	†	6.3	11 %
	b) Dunkelheit, freier Stengel	29	—	1,15	†	5.8	
	c) Befestigter Stengel (an Pappel)	32	195	2,25	††	6.3	16,4 %
1. X.—17. X.	Kultur in Detmerlösung	96	1920	1,1	*	*	5 %
	Kultur in Detmerlösung + Sacharose	92	1840	0,7	26	*	5 %
	Kultur in Detmerlösung + Stärkekleister	70	1000	0,7	†	*	7 %
12. X.—27. X	Licht, Detmerlösung	133	*	0,8	†	5.3	
	Dunkelheit, Detmerlösung	81,6	*	0,8	*	5.6	
	Licht, Detmerlösung + Sacharose	153,2	*	2,2	†	6.4	
	Dunkelheit, Detmerlösung + Sacharose	137,6	*	1,6	††	6.0	
22. X.—3 XI.	Keimlinge	34,6	*	2,6	*	*	

Zeichenerklärung:
†† = maximale Aktivität. † = volle Hydrolyse. * = Untätigkeit.

Faktoren auf die Aktivität der Peroxydase. Was die anderen Oxydationsenzyme anbetrifft, Oxydase und Katalase, so wird von vielen Verfassern erwähnt, daß bei kranken Pflanzen ihre Aktivität steigt. Wenn wir den Hungerzustand als einen krankhaften betrachten, so können wir darin eine Analogie sehen. Alle Resultate unserer Versuche bestätigen es (Tab. 3). Wir sehen, daß je später der Versuch angestellt wurde, desto höher die Aktivität der Peroxydase war. Da der Chlorophyllgehalt mit der Zeit sank, so können wir annehmen, daß die Pflanzen immer schwächer und schwächer wurden.

Im Versuch 1. X.—17. X. war auf Stärkekleister das größte Trockengewicht vorhanden (7%), die Sprosse hatten das gesündeste Aussehen, und die Aktivität der Peroxydase war die niedrigste.

Im Versuch 12. X.—27. X. stimmte die schwächste Aktivität der Peroxydase mit dem Mangel an Diastase überein.

In der Dunkelheit auf Detmerlösung fehlte die Diastase und auf Sacharose war ihre Aktivität die höchste.

Die Aktivität der beiden Fermente wurde auch bei Keimlingen von 10 Tagen bestimmt. Die Peroxydase war etwas höher, als bei erwachsenen Pflanzen in natürlichen Verhältnissen, die Diastase aber fehlte vollständig. Stärke ließ sich bei diesen Keimlingen nicht feststellen, Zucker war schon reichlich vorhanden.

Die hohe Aktivität der Diastase ließ sich noch auf folgende Weise feststellen: Beim täglichen Wechseln des Stärkekleisters wurde vorsichtig mit der Pipette 1 ccm Lösung aus der oberen Schicht entnommen und die Jodprobe angestellt. Es erwies sich, daß ein Sproß im Laufe von 24 Stunden die Stärke in Erythrodextrin verwandelte. Die Lösung im Kontrollröhrchen war unverändert.

Damit ist der Tatsachenbefund erschöpft, und ich fasse folgendermaßen zusammen:

Die *Cuscuta* ist ein Organismus mit einem sehr komplizierten Stoffwechsel. Die Rückbildung ihrer assimilierenden Organe wird durch die Aktivität ihrer Enzyme kompensiert. Sie ist ohne Zweifel physiologischer Untersuchungen würdig.

Die Chlorophyllbestimmungen wurden im Laboratorium von Prof. W. LUBIMENKO am wissenschaftlichen Institut vorgenommen, die Samen von *Cuscuta* von der Versuchsstation in Astrachan geliefert. Ich fühle mich verpflichtet, beiden Stellen meinen innigsten Dank auszudrücken.

Literaturverzeichnis.

BACH, A., und OPARIN, A. Über die Fermentbildung in keimenden Samen. Bioch. Zeitschr. Bd. 134. H. 1/4. 1922. S. 183–189.

BACH, A., OPARIN, A., und WÄHNER. Untersuchungen über den Fermentgehalt von reifenden, ruhenden und keimenden Weizensamen. Bioch. Zeitschr. Bd. 180. H. 4/6. 1927. S. 363–370.

BANZI, H. W., und UCKO, H. Über Peroxydase. HOPPE-SEILERs Zeitschr. f. physiologische Chemie. Bd. 157, 1926, S. 192–221 und Bd. 158, S. 234–260.

BOYCE, D. EZELL and JOHN W. CRIST. Effect of certain nutrient conditions on activity of oxidase and catalase. Michigan Technical Bulletin N. 78. 1927.

BUNZEL, H. Oxydases in healthy and in curly dwarf potatoes. Journal of agric. research. II 5. 1924. S 373–403.

CZAPEK, F. Biochemie der Pflanzen. 1924.

GERTZ, O. Über die Schutzmittel gegen *Cuscuta*. PRINGSH. Jahrb. f. wiss. Botanik. 56. 1915.

HILDEBRAND, F. Über die Wirtspflanzen von *Cuscuta europea* und *Cuscuta lupuliformis*. Beihefte z. Bot. Centralblatt Bd. 24. Erste Abt. 1908. S. 21.

KOCH, L. *Cuscuta epithymum* und *epilinum*. 1880.

LECLERC DU SABLON. Recherches sur les organes d'absorption des plantes parasites. Ann. de sc. nat. Bot. Serie VII. 6. 1887. p. 90.

MOLLIARD, M. Cultures saprophytiques de *Cuscuta monogyna*. Comptes rendus de l'acad. de sc. 147. 1909. 685.

PEIRCE, G. Contribution to the physiologie of the genus *Cuscuta*. Annals of Bot. Vol. VIII. 1894. p. 53–117.

SPISAR, K. Beiträge zur Physiologie von *Cuscuta Gronovii*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Vol. 28. 1910. p. 329.

STEC, W. Zur Kenntnis des Stoffwechsels bei *Cuscuta lupuliformis*. A Acta societatis Botanicorum Poloniae. Vol. IV. 1926. p. 17—19.

TEMME, F. Über das Chlorophyll und die Assimilation der *Cuscuta europea*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. I. 1883. p. 485.

ULOTH, W. Beiträge zur Physiologie der Cuscutaceen. Flora N. F. Vol. 1860. p. 257.

ZENDER, J. Les haustorium de la *Cuscute* et la réaction de l'hôte. Bulletin de la societé bot. de Genève. Vol. XVI. 1924.

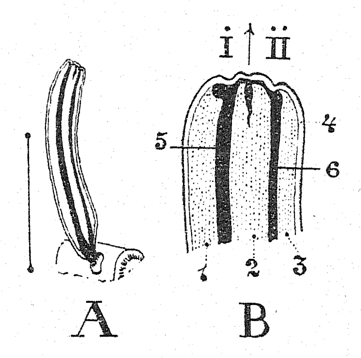
4. I. Györffy: Ein doppeltes Stengelblatt der Tanne aus der Hohen-Tátra.

(Mit 1 Abbildung im Text.)

(Eingegangen am 5. Januar 1928. Vorgetragen in der Januarsitzung.)

Am Fuße der Hohen-Tátra, in der Gegend von Höhlenhain neben der Villa-Lersch, 790 m ü. d. M., fand ich am 7. August 1927 ein doppeltes Stengelblatt der *Abies alba*.

Dieses Stengelblatt (Fig. A) war 18 mm lang und 3 mm breit; an der Blattunterseite waren zwei ungleich entwickelte Nerven;



A) Doppeltes Stengelblatt der Weißtanne mit zwei Nerven und drei weißen Längsstreifen. Das beigefügte Maß zeigt die natürliche Länge des Stengelblattes.

B) Spitzenteil des doppelten Stengelblattes; I. und II. die Zwillingshälften; 1—3 die weißen Längsstreifen; 4 Margo; 5 und 6 die Nerven der Zwillingshälften (Original von GYÖRFFY.)

infolgedessen war das Vorhandensein der 3 weißen Längsstreifen der Blattunterseite (B 1—3) sehr auffallend. Der eine Nerv (B 5) war stärker, breiter.

Merkwürdigerweise zeigt das doppelte Stengelblatt auch auf der Spitze Abnormität, es ist folgenderweise ausgerandet (B): beiderseits sind zwei Spitzchen; das mittlere ist zweibuckelig, konkavflach. Die grünen Blattnerven enden, wie es B 5, 6 zeigt. In der Richtung der Pfeile ↑ der Fig. B fällt die Verwachsungsoberfläche, von welcher links und rechts die Zwillingshälften I. und II. liegen.

Alle anderen Stengelblätter dieser Zweige waren normal entwickelt.

Nach PENZIGs Werk[1]) bisher unbekannter Fall.

Sonst rechnet man die Blätteranomalie der Tanne zu den selteneren Erscheinungen. Bis jetzt teilte nur ich[2]) eine schöne Anomalie der *Abies alba* mit.

Szeged (Ungarn), 3. Januar 1928.

---

1) Dr. O. PENZIG: Pflanzen-Teratologie. II. Aufl., III. Band, Berlin 1922: 506.

2) I. GYÖRFFY: Keimlinge der Weißtanne mit Doppelblättern. (Mit 1 Abb.) — Ber. d. D. B. G. Jahrg. 1921, Band XXXIX, Heft 3: 123—125.

GYÖRFFY I.: Iker szíkleveles jegenyefenyö csemeték (Plantulae Abietis albae geminatis cotyledonibus.) (Mit Fig. 1—11.) — Math. term. tud. Ért. XXXVIII. Budapest: 329—344.

5. R. Kolkwitz: Über Gasvakuolen bei Bakterien.

(Aus der Biol. Abt. der Preuß. Landesanstalt für Wasser-, Boden- und Lufthygiene in Berlin-Dahlem.)

(Mit einer Abbildung im Text.)

(Eingegangen am 6. Januar 1928. Vorgetragen in der Januarsitzung.)

Eine Arbeit mit ähnlichem Titel wurde im Jahre 1902 bereits von N. WILLE (1) veröffentlicht, aber zu einer Zeit, als die Frage des Vorkommens von Gasvakuolen noch sehr umstritten war. Inzwischen sind neue Veröffentlichungen von MOLISCH (1, 2), KLEBAHN (1, 2, 3) und anderen erschienen, welche besonders die in Frage stehenden Vakuolen bei Schizophyceen behandeln und durch welche die Sachlage mehr geklärt worden ist, als es 1902 der Fall war.

Aus der Kolloidchemie ist bekannt geworden, daß Gasblasen in vielen kolloidalen Medien selten kugelig sind, und daß an der Grenze beider Medien Ausfällungen bzw. Ausflockungen stattfinden können, durch welche die Gasblasen eine dichte Haut erhalten und gleichsam eingekapselt werden[1]). Durch diese Tatsachen im Verein mit anderen sind einige Unklarheiten betreffend Gasvakuolen beseitigt worden.

Die Arbeit von WILLE ist im allgemeinen wenig beachtet und s. Z. auch mehrfach angegriffen worden. Ihr Ergebnis ist wohl dahin zu modifizieren, daß bei seinem Beispiel (*Thiothrix*) beides vorkommt, Gasvakuolen und Schwefeltröpfchen; cf. *Thiopedia rosea*.

Inzwischen haben MOLISCH (2) und LAUTERBORN (1) einige neue Beispiele über unser Thema beigebracht, dabei freilich die Vakuolen nicht als „gaserfüllt“ angesprochen. Auch ALFRED FISCHER (1) hat über dieses Thema eingehendere Beiträge geliefert. Ich selbst halte die von den genannten Autoren studierten Vakuolen in Übereinstimmung mit KLEBAHN für Gasvakuolen, besonders wegen des optischen Effektes vereinzelt liegender Vakuolen bei der mikroskopischen Betrachtung.

Alle Fälle von Gasvakuolen bei Bakterien habe ich in der beigegebenen Abbildung 1 zusammengestellt und dabei außerdem ein weiteres, hier näher zu behandelndes Beispiel beigefügt, nämlich *Sarcina ventriculi*.

---

1) Gegen Gase dichte Gele spielen auch beim Mechanismus am normalen Annulus vieler Farnsporangien eine Rolle.

In einem Faulteich[1]) fand ich im Bodenschlamm eine größere Menge von *Sarcina ventriculi*; die Probe wurde in einem weithalsigen, verschlossenen Glase aufbewahrt und bei Zimmertemperatur gehalten.

Beim Abheben der Schwimmschicht im Glase mittels eines Deckgläschens bemerkte ich unter dem Mikroskop braunschwarz erscheinende Zellhäufchen, welche sich bald als Kolonien von

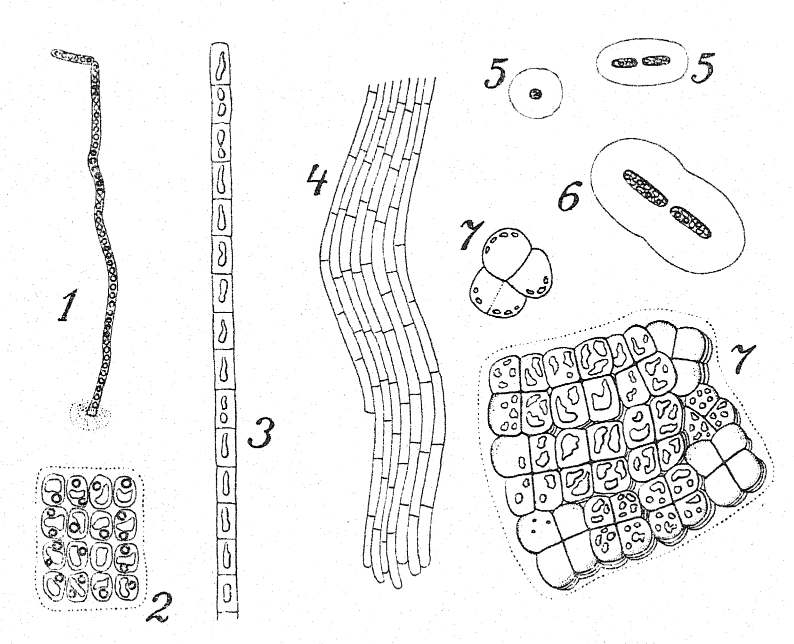


Abb. 1. **Bakterien mit Gasvakuolen.**
(Erklärung am Schluß.)

Sarcina ventriculi erwiesen (s. Abb.). Jetzt wurden auch Kolonien dieses Spaltpilzes mit einzelnen Gasvakuolen am Boden der Flasche wahrgenommen. Es ergab sich, daß in dem Maße, wie die Bildung der Gasvakuolen zunahm, die Kolonien wegen Verringerung ihres spezifischen Gewichtes emporstiegen und ganz wie eine Wasserblüte an der Oberfläche schwammen. Diese Kolonien können Hunderte von Gasvakuolen und mehr enthalten.

Hier war demnach eine unter speziellen Bedingungen leicht zu kultivierende, großzellige Eubakterie [vgl. BEIJERINCK (1) und

1) In dem Faulteich der unweit Leipzig gelegenen Zuckerfabrik in Delitzsch (dem Geburtsort CHR. G. EHRENBERGs).

KOLKWITZ (2)] mit Gasvakuolen gefunden, womit das Problem, wenigstens das der Entstehung der Vakuolen, dem Experiment in einfacher Weise zugänglich wird. Die bisher beobachteten Gattungen (s. Abb. 1) gehörten schwieriger zu behandelnden Spezialgruppen der Spaltpilze an oder waren sehr klein.

Was weiter bei dem neuen Beispiel bemerkenswert schien, war der Umstand, daß es sich um eine Bakterie handelte, welche unter Entwicklung von Wasserstoff und Kohlensäure gärte. Dieser Umstand legte die Vermutung nahe, daß das Gas in der Zelle wesentlich das Gärgas sei. Die Frage nach der Lokalisation der etwaigen Fermente in den Zellen [vgl. LAFAR (1)] ist noch ungelöst, doch ist es möglich, daß die Gasvakuolen zu gewissen geformten Zellinhaltsbestandteilen in Beziehung stehen. Da diese vermutlich Koppelungen von Kohlenhydraten und Eiweißstoffen sind, könnten möglicherweise auch die Eiweißstoffe angegriffen werden.

Ferner ergibt sich der naheliegende Schluß, daß in den Gasvakuolen der verschiedenen Gattungen bzw. Arten meist auch verschiedene Gase enthalten sein werden.

LAUTERBORN (1) hebt hervor, daß gerade der Schlamm die meisten Gattungen mit den in Frage stehenden Vakuolen birgt, so daß der Schlamm in den meisten Fällen gleichsam die Geburtsstätte für Organismen mit solchen Zellinhaltsbestandteilen ist.

Die Schlammregion ist weiter die Region der Gärungen in der Natur. Man wird also nach allem zu dem Schluß gedrängt, daß die inneren Gasbildungen das Produkt von Gärungen oder gärungsähnlichen Prozessen seien. Für die blaugrünen Algen würde man damit zu dem Ergebnis geführt, daß auch bei ihnen gleichsam „innere Gärungen" neben der Assimilation einhergehen, welche bisher nur noch nicht erkannt worden sind; danach wäre die physiologische Deutung der Gasvakuolen zunächst wichtiger als die ökologische[1]); vgl. GENEVOIS (1).

ALFRED FISCHER (1) macht einige Blaualgen mit Gasvakuolen namhaft, welche der Schlammregion angehören und bemerkt dazu, daß die Vakuolen nicht immer auftreten, daß aber wahrscheinlich alle Schizophyceen zur Bildung solcher Vakuolen befähigt seien. Kolloidchemisch gesprochen würde das wohl heißen, daß die Gase im Zellinnern festgehalten werden, wenn an der Grenze

1) Das Absterben von *Sarcina ventriculi* scheint in verschiedener Weise zu erfolgen: unter Zerfall, Verschleimen oder starkem Verfetten.

der Medien verdichtende Ausflockungen stattfinden. Tatsache ist, daß bei den Blaualgen, neben den bekannten wasserblütebildenden Arten, auch sonst öfter Gasvakuolen beschrieben sind [vgl. GEITLER (1)], und daß die Erscheinung meist dem Wechsel unterworfen ist, ähnlich, wenn auch nicht so stark, wie die Bildung von Schwefel bei den Schwefelbakterien.

Die auffallende Uebereinstimmung des Gesamtbildes der Gasvakuolen bei *Sarcina ventriculi* mit denen der Blaualgen, ferner der Umstand, daß sie beim Drücken ebenso verschwinden, wie z. B. bei *Microcystis*, und daß dann die Zellformen wieder sehr klar zum Vorschein kommen, hilft eine weitere Brücke zwischen den Schizomyceten und Schizophyceen schlagen. Diese Brücke würde noch vollkommener sein, wenn die vermuteten Gärungen sich bei den Spaltalgen in vielen Fällen nachweisen ließen, und wenn, was wahrscheinlich ist, die Zahl der gasvakuolenbildenden Bakterien reichlicher ist, als bisher vermutet und merklich über die abgebildeten 7 Beispiele hinausgeht. Für die Schwefelbakterien läßt sich schon jetzt die Vermutung aussprechen, daß wegen der Analogie mit *Thiopedia* wohl auch bei *Thiosarcina* Gasvakuolen auffindbar sein werden.

Die weitere Bearbeitung des Themas wird von anderer Seite in Angriff genommen werden.

Literatur.

BARY, A. DE, Vorlesungen über Bakterien, 2. Aufl., 1887. S. 150 wird angegeben, daß die Würfelpakete von *Sarcina ventriculi* bis 4096 Zellen enthalten können. Seine kleinzellige *S. fuscescens* hält MIGULA für eine Form von *S. ventriculi*.

BEIJERINCK, W. (1), An obligate anaerobic fermentation Sarcina (Erschienen 1905). Gesammelte Abhandlungen, 1921, Bd. 4, S. 278—282. Enthält Angaben über Kulturbedingungen bei *Sarcina ventriculi*. Vgl. auch ebenda, 1922, Bd. 5, S. 11—14.

ELLIS, DAVID, Der Nachweis der Geißeln bei allen Coccaceen. Cbl. Bakt., 2. Abt., 1902, Bd. 9. S. 550 wird angegeben, daß gewisse isolierte Stadien von *S. ventriculi* begeißelt sind (wahrscheinlich 1 Geißel pro Zelle).

FALKENHEIM, H., Über Sarcine. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakologie. Leipzig, 1885, Bd. 19, S. 339—369. Die Arbeit enthält zahlreiche Angaben über ältere Literatur, über cytologische Studien usw.

FISCHER, ALFRED (1), Die Zelle der Cyanophyceen. Bot. Ztg., 1905, S. 51—130.

FLÜGGE, C., Fermente und Mikroparasiten. Hdb. der Hyg. v. PETTENKOFER u. ZIEMSSEN. Leipzig, 1883, Teil I, 2. S. 109: Abb. von *Sarc. ventriculi* mit einzelnen Körnern in den Zellen, damals als Kerne gedacht.

GEITLER, L. (1), Cyanophyceae. In PASCHER, Süßwasserflora, Jena, 1925, Heft 12. Behandlung der Gasvakuolen S. 9, 37, 292 usw.

GENEVOIS, LOUIS (1), Über Atmung und Gärung in grünen Pflanzen. Biochem. Ztschr., 1927, Bd. 186, S. 461—473. Betont, daß die intramolekulare Atmung der Algen wesentlich die gleiche Eigenschaft hat wie die Gärung der Hefe.

GOODSIR, JOHN, History of a case, in which a fluid periodically ejected from the stomach, contained vegetable organisms of an undescribed form. The Edinburgh Medical and Surgical Journal, 1842, Bd. 57, S. 430—443. Erste Angabe über *Sarcina*. Die Kolonien werden mit einer schwachen Gallerthülle gezeichnet, die nach meinen Erfahrungen gelegentlich 2—3 mal so breit werden kann.

HEIM, L., Lehrbuch der Bakteriologie. 3. Aufl., 1906. S. 308 wird angegeben, daß das Zellinnere von *S. ventriculi* Körnchen enthält, welche sich mit Methylenblau färben lassen.

KLEBAHN, H. (1), Gasvakuolen, ein Bestandteil der Zellen der wasserblütebildenden Phycochromaceen. Flora, 1895, Bd. 80, S. 241.

—, — (2), Neue Untersuchungen über die Gasvakuolen. PRINGSH. Jahrb. f. wiss. Botanik, 1922, Bd. 41, S. 535—589. Die Arbeit enthält auch Literatur über CO_2-haltige Gasbläschen bei Protozoen (*Arcella vulgaris*, *Difflugia hydrostatica* usw.)

—, — (3), Weitere Untersuchungen über die Gasvakuolen. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 1925, Bd. 43, S. 143—159. Bespricht auch das Vorkommen von Gasvakuolen bei Tiefenformen.

KOLKWITZ, R. (1), Über die Planktonproduktion der Gewässer, erläutert an *Oscillatoria Agardhii* Gom. Landw. Jahrb., 1909, Bd. 38, Erg. Bd. 5, S. 449-472. Mit Angaben über Reaktionen auf Gasvakuolen (S. 467).

—, — (2), Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Jena, 1922. Mit Angaben über Kultur von *Sarcina ventriculi* aus Schlamm (S. 120).

KOPPE, FR., Die Schlammflora der ostholsteinischen Seen und des Bodensees. Archiv f. Hydrobiologie, 1924, Bd. 14, S. 619—672. Bespricht S. 624 die Bakterien mit Vakuolen nach LAUTERBORN.

LAFAR, FRANZ (1), Hdb. d. Techn. Mykologie. Die Selbstgärung der Hefe. 1905—1907, Bd. 4, S. 431—438. Betrifft die Vergärung des Glykogens im Innern der Zelle.

LAUTERBORN, R. (1), Die sapropelische Lebewelt. Verh. d. naturw.-med. Vereins z. Heidelberg. N. F., Bd. 13, Heft 2, 1915.

MOLISCH, H. (1), Die sogenannten Gasvakuolen und das Schweben gewisser Phycochromaceen. Bot. Ztg. 1903.

—, — (2), Die Purpurbakterien, Jena, 1907. Vgl. auch Bot. Ztg., 1906.

SURINGAR, W. F. R., De Sarcine (*Sarcina ventriculi* Goodsir), Untersuchung über die pflanzenartige Natur, den Körperbau und die Entwicklungsgesetze dieses Organismus (holländisch). Leeuwarden bei G.T.N. SURINGAR, 1865. Ferner Arch. Neerl. 1866, S. 209 und Bot. Ztg. 1866, S. 269. Mit guten Abb., zytologischen Studien über *Sarcina ventriculi* u. a. m.

UTERMÖHL, H., Limnologische Phytoplanktonstudien. Die Besiedelung ostholsteinischer Seen mit Schwebepflanzen. Arch. f. Hydrobiologie, Suppl. Bd. 5, 1925, S. 1—527. S. 259: *Thiopedia* mit Gasvakuolen.

WILLE, N. (1), Über Gasvakuolen bei einer Bakterie. Biol. Centralbl., 1902, Bd. 22, S. 257—262. Hält die von WINOGRADSKY bei *Thiothrix tenuis* angegebenen Schwefeltröpfchen für Gasvakuolen. Er ist überrascht,

WINOGRADSKY, S., Zur Morphologie und Physiologie der Schwefelbakterien. Leipzig, 1888. Gibt für *Thiothrix* und *Thiopedia* noch keine Gasvakuolen an, sondern nur Schwefeltröpfchen.

ZOPF, W., Die Spaltpilze, 3. Aufl., Breslau, 1885. Teilt S. 55 ökologische und physiologische Notizen über *Sarcina ventriculi* mit.

Erklärung der Abbildung.

1. *Thiothrix tenuis* (Neuzeichnung nach WINOGRADSKY), farblose Schwefelbakterie, wahrscheinlich mit Schwefeltröpfchen + Gasvakuolen. Die Fadengliederung in Zellen wegen der Schwefelmenge nicht hervortretend.
2. *Thiopedia rosea* (nach einer Zeichnung von Dr. E. BEGER), rote Schwefelbakterie, Zellfläche mit Schwefeltröpfchen (dunkel und rund) + Gasvakuolen (mit einfachen Linien umrandet).
3. *Pelonema* (nach LAUTERBORN) mit Vakuolen.
4. *Peloploca* (nach LAUTERBORN) Vakuolen nicht eingezeichnet.
5. *Rhodocapsa suspensa* (Neuzeichnung nach MOLISCH) mit Schwefeltröpfchen + Vakuolen.
6. *Rhodothece pendens* (nach MOLISCH) mit Schwefeltröpfchen + Vakuolen.
7. *Sarcina ventriculi* (Original), Würfelpakete mit Gasvakuolen. Die kleinere Seitenfigur stellt 4 durch Deckglasdruck gepreßte Zellen dar. In diesen sind die Gasvakuolen in der Mitte verschwunden, während sie sich am Rande, der frei blieb von der Druckwirkung, erhalten haben. Einige Zellen mit wenigen kleinen, andere noch ganz ohne Gasvakuolen.

Vergrößerung bei allen Figuren etwa 1000 : 1.

---

6. R. Kolkwitz: Zur Kenntnis der biologischen Selbstreinigung der Gewässer.

(Aus der Biol. Abt. der Preuß. Landesanstalt für Wasser-, Boden- und Lufthygiene in Berlin-Dahlem.)

(Mit 1 Abbildung im Text.)

(Eingegangen am 6. Januar 1928. Vorgetragen in der Januarsitzung.)

Das Problem der biologischen Selbstreinigung der Gewässer befaßt sich hauptsächlich mit der Ökologie der dabei wirksamen Organismen, im Speziellen mit deren Beziehung zum Chemismus des Mediums.

In den letzten beiden Jahrzehnten ist dieses Thema in enge Verbindung zur Ökologie der Wasserorganismen überhaupt gekommen, so daß man diese in vielen Hinsichten als Indikator-Organismen für einen bestimmten Zustand eines Gewässers erfolgreich verwenden kann. Während man früher geneigt war, manches Vorkommen von Organismen, z. B. in Seen, auf reinen Zufall, etwa bedingt durch die keimübertragende Wirkung standortwechselnder Wasservögel, zurückzuführen, erkennt man jetzt mehr und mehr, daß der Einfluß der chemischen Beschaffenheit des Wassers, natürlich neben anderen Faktoren, überwiegt.

Durch das Vorkommen einer Reihe von spezifischen Lebewesen kann man heute z. B. mit großer Sicherheit auf den Saprobitätsgrad eines Gewässers, ja vielfach auch bereits auf abgestufte Salinität schließen.

So sicher man den Einfluß gewisser düngender Stoffe organischer oder anorganischer Natur in Verbindung mit Temperatur, Licht, Strömung oder Stau usw. aber auch kennt, blieben doch manche Fälle von plötzlichem, gleichsam katastrophenhaft vermehrtem Auftreten oder Abnehmen noch mehr oder weniger unklar. Vor allem bei Landpflanzen gilt derartiges besonders für manche Unkräuter.

Von höheren Wasserpflanzen ist die Wasserpest *Elodea canadensis* besonders etwa vom Jahre 1850 an in dieser Beziehung in Europa bekannt geworden.

Ein weiteres Beispiel für ein Wassergewächs, in diesem Falle ein kryptogamisches, das stellenweise als Plage in organisch gedüngten Wasserläufen auftritt, ist die bekannte, normal festsitzende Fadenbakterie *Sphaerotilus natans*, auch *Sph. fluitans*.

Sphaerotilus steigt und fällt in seiner Mengenentwicklung sicherlich mit dem Zunehmen und Abnehmen der organischen Nährstoffe im Wasser, falls die nötige Menge von Sauerstoff vorhanden ist. Als organische Nährstoffe kommen eiweißartige, deren Abbauprodukte und Kohlenhydrate in Frage. Selbst auslaugendes, frisches Holz kann solche Nährstoffe liefern. Die chemische Analyse braucht ökologisch der Entwicklung des Pilzes nicht immer genau zu entsprechen, da die chemische Wasserbeschaffenheit im Freien schneller schwanken kann als die Stärke eines Pilzbesatzes sich ändert.

Ein dichtes Pilztreiben in einem Gewässer kann natürlich bei hohem Sauerstoffgehalt des Wassers zu beobachten sein, wobei die Produktionsstätte des Pilzes weiter oberhalb liegt. Außerdem liegen aber durch Untersuchungen über biologische Reinigung mittels aktivierten Schlammes und durch längere Zeit fortgesetzte Beobachtungen an Vorflutern auch Fälle vor, welche zeigen, daß unsere Kenntnisse über das Ansteigen und Abnehmen in der Entwicklung von *Sphaerotilus* noch Lücken aufweisen.

Die Reinigung durch aktivierten Schlamm[1]), wie sie besonders umfänglich z. Z. in Amerika und England betrieben wird, besteht darin, daß organische Kolloide, die gleichsam ultraporös sind, gelöste Stoffe absorbieren und daß Organismen, besonders Bakterien, regenerierend wirken, die Kolloide also wieder aufnahmefähig für gelöste Stoffe machen.

In diesen Prozeß spielt *Sphaerotilus* in sehr bemerkenswertem Grade mit hinein. Er ist gleichsam der Indikator dafür, ob Absorption und Regeneration richtig gegeneinander abgestimmt sind. Ist dies nicht der Fall, so tritt *Sphaerotilus* stark hervor, stellt sich das genannte Gleichgewicht wieder her, geht er zurück. Das Hervortreten fällt manchmal dadurch besonders auf, daß der Schlamm

---

1) Aktivierter Schlamm wird für gewöhnlich in besonderen Rinnen oder Becken künstlich hergestellt, indem man pseudogelöstes Sol zu Gel ausflocken läßt, wobei Schwebestoffe entstehen, die dann zum Absetzen neigen. Solcher Schlamm ist fäulnisfähig, bleibt aber bei genügender Belüftung frisch und zeichnet sich dann durch Absorptionsfähigkeit für gelöste Stoffe aus, ähnlich wie Blutkohle und aktive (meist Braun-) Kohle. Aktivierter Schlamm ist von locker krümeliger Beschaffenheit und setzt sich beim Stehenlassen rasch ab. Schon bloßes Schütteln mit Luft kann Faulschlamm dem aktivierten Stadium näherbringen.

Im Boden, besonders auf Rieselfeldern, überzieht solcher Schlamm die Oberfläche der Sandkörnchen, während er, im Wasser schwebend, keine feste Stützsubstanz hat. Auch die Kolloide in Sandfiltern und biologischen Körpern rechnen hierher.

sich in kurzer Zeit „aufbläht“ (bulking sludge). Diese Erscheinung kommt, vielleicht in Verbindung mit Fadenkrümmungen und anderen Erscheinungen dadurch zustande, daß die Verzweigungen, welche in gewissen Entwicklungszuständen besonders bei *Sphaerotilus fluitans* auftreten, spreizen, wodurch das Material sperriger wird, vergleichbar der Vergrößerung der Winkel zwischen den Sprossen eines Schirmes, wenn man ihn aufspannt. (Vgl. die Abbildung 1.) Durch solche Sperrigkeit wird das Volumen des Schlammes vermehrt, ohne daß das Trockengewicht zunimmt.

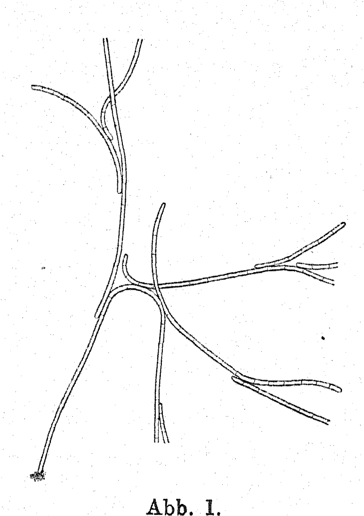


Abb. 1.

Sphaerotilus, sonst meist ± parallelfädig, mit *Cladothrix*-artiger Verzweigung von besonderer Stärke und Spreizung. Original. Vergr. etwa 250 : 1.

Die absorbierende Wirkung des aktivierten Schlammes erkennt man unter anderem an seiner reichen Absorptionsfähigkeit für Farbstoffe, z. B. Gentianaviolett und Methylenblau.

In der freien Natur gibt es aktivierten oder ihm ähnlichen (dann z. B. algenhaltigen) Schlamm da, wo der Schlamm locker liegt und einen gewissen Sauerstoffgehalt besitzt. Derartiger Schlamm kann z. B. da vorliegen, wo an flacheren Uferstellen, in Fischteichen usw. Diatomeen, Oscillatorien u. a. m. einen krümeligen Schlamm, wenigstens in den oberen Schichten, bei Gegenwart genügender Lichtmengen überziehen oder durchsetzen. Bei Regengüssen kann er aufgewühlt und durch Einschwemmungen vermehrt werden.

In Flußmündungen mit Ebbe und Flut (z. B. in der Elbe) wird solcher Schlamm, besonders bei bewegter See, aufgewühlt, kommt dadurch für einige Zeit zum Schweben und kann dann, im Verein mit ev. Ausflockungen, welche durch die Salze des Meeres erzeugt werden, auf das freie Wasser wirken. Manchen Flüssen und Strömen kann dadurch und durch sonstige Schlammbewegung — besonders im Unterlauf — eine verstärkte Selbstreinigung zukommen, wofern nicht die Wasserfülle schon genügt; doch können in der Brackwasserzone mancherlei neue Absterbeerscheinungen auftreten. Vielleicht spielt eine gewisse Aktivität auch bei der Fruchtbarkeit des Nilschlammes neben den rein chemischen Nährstoffen eine mitwirkende Rolle, weil er für das gedüngte Ufer gleichzeitig die Bodengare vorbereiten dürfte.

Die Tatsache, daß vermehrte Schlammzufuhr reinigend wirken kann, klingt zunächst befremdlich, erklärt sich aber aus der Eigenart der Kolloide.

Ebenso kann unter Umständen Wegnahme von Schlamm das Wasser verschlechtern; sogar Baggern kann in bestimmter Weise stören.

Ströme wie der Rhein, welche den Schlamm in Schwebe halten, können, falls neben dem Sand auch Kolloide vorhanden sind, dadurch an Selbstreinigungskraft gewinnen, auch wenn der eigentliche Planktongehalt, wie es wenigstens zeitweise der Fall ist, nicht besonders groß ist. Der Schlamm darf aber nicht zum langdauernden, bei normaler Temperatur mehr als etwa sechsstündigem Absinken kommen, weil er dann fault. Die vorstehenden Betrachtungen haben deshalb vor allem für Gebirgsgewässer, zu denen der Rhein besonders im Ober- und Mittellauf gehört, Geltung. Lehmige Trübung bei Hochwasser liefert keine Kolloide im obigen Sinne.

In Wattmeeren kommen Prozesse, welche an aktivierten Schlamm erinnern, ebenfalls vor und unterstützen biologische Selbstreinigung an der Meeresküste.

Wo in Wasserläufen aktivierter oder ähnlicher Schlamm sich verlagert oder auch neu auftritt, ändern sich damit die Ernährungsverhältnisse für *Sphaerotilus*, wo solcher in mehr oder weniger großen Massenvegetationen vorkommt.

Es ist bekannt, daß *Sphaerotilus* gegen Ankleben von organismenhaltigem, organischem Detritus an seinen Fäden und Watten empfindlich ist, während er Ton zwischen seinen Flocken verträgt. In solchen Fällen wird die konkurrierende Rolle des kolloidalen Schlammes von Bedeutung sein und die Entwicklungsfreudigkeit

des Pilzes benachteiligen helfen, soweit dies nicht schon durch mangelnde Sauerstoffzufuhr geschieht. Aber auch dann, wenn solcher Schlamm sich nicht direkt auflagert, sondern nur Nährstoffe dem freien Wasser durch Absorption mit gleichzeitiger oder folgender Regeneration entzieht, kann dem *Sphaerotilus* Konkurrenz erwachsen. Hier wirken Vorgänge in der Region des freien Wassers dämpfend auf das Benthos. Umgekehrt wird die Konkurrenz aufhören, wenn der so geartete Schlamm verschwindet.

In schwierigeren Fällen, wo das Auftreten von *Sphaerotilus* in Vorflutern mehr oder weniger rätselhaft schwankt, wird man künftig prüfen müssen, ob in solchen Fällen bei der Regelung des Organismenbestandes begleitende Kolloide im Wasser, am Ufer oder am Boden eine Rolle spielen. Unter ihrer Konkurrenz braucht nicht nur *Sphaerotilus* zurückzugehen, sondern auch andere Lebewesen können in ihrem biologischen Gleichgewicht gestört werden, indem mit veränderten Nährstoffverhältnissen auch die Konkurrenz der Organismen unter sich in den Beständen eine Änderung erfährt.

Bei Laboratoriumskulturen besonders auf Agar wird dieser in Bezug auf Absorption ähnlich wie kolloidaler Schlamm wirken können, besonders mit Rücksicht auf gelöste Abfall-Stoffwechselprodukte, welche er aufsaugen und damit aus dem Wachstumsbereich des zu kultivierenden Organismus, als Ersatz für die bei Reinkulturen ausfallende Regeneration, fortleiten kann.

Die Notwendigkeit, normalen Schlamm in flachen Gefäßen zwecks besserer Haltbarkeit aufzubewahren, hat nicht nur den Zweck, den für die Organismen nötigen Sauerstoff zuzuführen, sondern auch, dem kolloidalen Schlamm gleichsam als Puffersubstanz seine Aktivität für einige Zeit zu bewahren.

---

7. Karl Bertsch: Eine frühdiluviale Flora im Stuttgarter Tal.

(Mit 2 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 13. Januar 1928. Vorgetragen in der Januarsitzung.)

Bei Grabungsarbeiten für den Neubau der Landeshebammenschule in Berg bei Cannstatt wurde im Frühjahr 1927 unter 3 m Keuperschutt eine Faulschlammbildung von 80 cm Mächtigkeit aufgeschlossen, die ihrerseits wieder auf 3 m Schotter ruht.

Herr Dr. BERCKHEMER von der Württembergischen Naturaliensammlung hat mir Proben in zwei Sendungen zugeschickt, zuerst eine Durchschnittsprobe zur vorläufigen Übersicht und dann eine enge, genau bezeichnete Probenreihe von insgesamt 11 Nummern.

Unter dem Keuperschutt (A in Abb. 1) fand sich zunächst ein grünlicher bis gelblicher Letten, der zum Teil ziemlich sandig war (B). Nach abwärts färbte er sich rasch dunkler und ging bei 5 cm in einen braunen Letten über (C), der eine immer stärker werdende Beimengung von Faulschlamm zeigte und schon bei 10 cm eine schwärzlichgraue Farbe annahm (D). Unterhalb 20 cm ging er in einen ganz schwarzen Faulschlamm über (E). Bei 40 cm zeigte er wieder eine reichere Beimischung von lehmigen Bestandteilen, so daß sich seine Farbe wieder etwas gegen Grau änderte (F). Hierauf folgte eine fast schwarze Masse (G). Bei 68 cm brach der Faulschlamm mit scharfer Grenze fast unvermittelt ab und ging in Letten über (H), der gegen 75 cm eine schöne, schokoladebraune Farbe angenommen hatte und viele Trümmer von Schneckenschalen enthielt (I). Dann folgen die Schotter (K).

Mit freiem Auge habe ich keinerlei Pflanzenreste gefunden. Die Proben erwiesen sich als von gleichmäßig feiner und dichter Zusammensetzung. Darum war ich bei der Bearbeitung ganz auf die mikroskopische Untersuchung angewiesen. Beim Aufkochen in verdünnter Kalilauge erhielt ich aber nur mangelhafte Präparate. Nach mancherlei andern Versuchen setzte ich die zerkleinerten Proben zuerst 3 Tage der oxydierenden Einwirkung von 20%iger Salpetersäure aus. Alle ungelösten Teile wurden dann durch Zentrifugieren aus der Säure zurückgewonnen, mit Hilfe der Zentrifuge gut ausgewaschen und hierauf in verdünnter (10%iger) Kalilauge aufgekocht. Dann wurden alle gröberen Teile durch Abfiltrieren mittels eines feinen Haarsiebs unter Zugießen von

Wasser entfernt. Aus der erhaltenen Flüssigkeit wurde nun durch erneutes Zentrifugieren ein feiner Rückstand gewonnen, der zwar zur Hauptsache aus feinen mineralischen Splitterchen bestand, zwischen denen aber auch organische Reste, wie Blütenstaub und Sporen, sich fanden. Von diesem Rückstand wurde eine kleine Menge in einen Tropfen Glyzerin auf das Objektglas gebracht und mit dem Deckglas bedeckt.

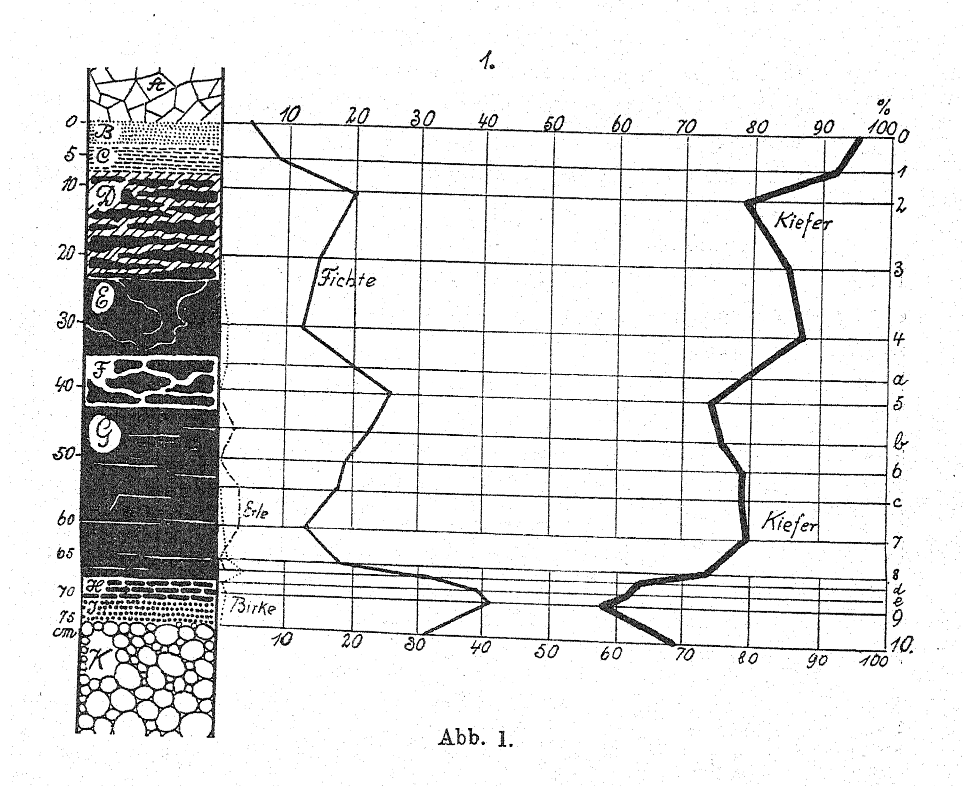


Abb. 1.

Bei der Durchmusterung der Präparate zählte ich 2170 Blütenstaubkörner, nämlich:

1629	Blütenstaubkörner der Kiefer (*Pinus*)	= 75 %
498	„ „ Fichte (*Picea*)	= 23 %
12	„ „ Birke (*Betula*)	= 0,5 %
12	„ „ Erle (*Alnus*)	= 0,5 %
9	„ „ Eiche (*Quercus*)	= 0,4 %
4	„ „ Hasel (*Corylus*)	= 0,2 %
5	„ „ Weide (*Salix*)	= 0,2 %
1	„ „ Weißbuche (*Carpinus*)	= 0,1 %

Außerdem fanden sich:

16 Blütenstaubvierlinge von Heidekrautgewächsen (Ericaceen), vielleicht von der Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*),
3 Sporen von Bleichmoosen (*Sphagnum*),
1 Spore vom sprossenden Bärlapp (*Lycopodium annotinum*),
1 Spore vom weiblichen Milzfarn (*Athyrium filix femina*),
2 Blütenstaubkörner vom Tausendblatt (*Myriophyllum*),
2 Blütenstaubkörner von Korbblütlern (*Compositae*) vom Aussehen der Kuhblume (*Taraxacum*),
viel Blütenstaub von Gräsern (*Gramineae*),
einige Blattfetzen vom Schlafmoos (*Hypnaceae*),
vereinzelte Pustelradizellen von Seggen (*Carex*),
vereinzelte glatte Radizellen, vielleicht vom Schilf (*Phragmites*).

Die Nadelhölzer lieferten also miteinander 98 % des gesamten Blütenstaubs. Zur Zeit der Ablagerung dieser Schichten muß also ein fast reiner Nadelwald das Stuttgarter Tal und seine umschließenden Hügel bedeckt haben, und nur ganz vereinzelte Laubhölzer, vor allem Birken und Erlen, weniger Eichen, Haseln und Weiden waren diesem Wald eingesprengt, in dem Heidekrautgewächse, Bärlapp, Milzfarn und Bleichmoose einen Teil der Bodendecke bildeten. Es sind durchweg Bäume, welche in Schweden den 60. Grad nördlicher Breite überschreiten. Auch die Sporenpflanzen und Heidekrautgewächse sind ausgeprägte Fichtenbegleiter mit weiter nördlicher Verbreitung. Es war also ein Wald rein nordischen Charakters, wie er heute etwa im mittleren Schweden vorkommt.

Die einzelnen Proben zeigen indes in ihrem Blütenstaubgehalt mannigfache Verschiedenheiten. Um eine rasche Übersicht und Vergleichung zu ermöglichen, habe ich die einzelnen Ergebnisse der Untersuchung in einer besonderen Liste zusammengestellt. Als Gerüst für die ganze Reihe wurden die Proben der zweiten Sendung genommen, deren Lage genau bestimmt ist. Diese Nummern wurden durch arabische Ziffern unterschieden. In diese Probenreihe wurden nun die Proben der ersten Sendung eingeschoben und zwar an der Stelle, wohin sie nach dem Blütenstaubgehalt am besten gepaßt haben. Um sie von den andern unzweideutig abzuheben, werden sie durch lateinische Buchstaben numeriert.

An der gleichen Stelle wurden sie auch ins Diagramm eingefügt. Der Verlauf der Kurven wird dadurch kaum geändert, und ich sehe darin den Beweis, daß sie am richtigen Platz eingesetzt worden sind. Um die immerhin zeitraubende Untersuchung

nicht nutzlos durchgeführt zu haben, wollte ich nicht ganz auf sie verzichten.

Das Blütenstaubdiagramm zeigt ein allmähliches, unter mehrfachen Schwankungen sich vollziehendes Ansteigen der Kiefer nach den oberen Proben hin. Durch das Aufflackern der Kiefer in der untersten Probe (10) wird dieses Bild zwar etwas getrübt. Es wird schärfer, wenn wir die vier obersten und die vier untersten Proben zusammenfassen. Im ersten Fall beträgt der Anteil der Fichte 17 % und der Kiefer 82 %, im zweiten Fall aber bei der Fichte 34 % und bei der Kiefer 65 %. Das Absinken der Fichte nach oben hin und das Ansteigen der Kiefer wird augenfällig.

Bei der Fichte kommt nur eine einzige Art in Frage, *Picea excelsa*, aber bei der Kiefer handelt es sich um zwei verschiedene Arten, die Waldkiefer (*Pinus silvestris*) und die Bergkiefer (*Pinus montana*), die beide für das mitteleuropäische Diluvium nachgewiesen sind. Um nun festzustellen, welche von diesen beiden Kiefernarten die Ablagerung beherrscht, habe ich von drei Proben je 100 Blütenstaubkörner gemessen. Bei der untersten Probe (Nummer 10) erhielt ich:

2	Blütenstaubkörner zu je	5	Teilstrich im Okularmikrometer	= 37 μ
5	„ „ „	6	„ „ „	= 44,4 μ
8	„ „ „	6,5	„ „ „	= 48,1 μ
19	„ „ „	7	„ „ „	= 51,8 μ
20	„ „ „	7,5	„ „ „	= 55,5 μ
33	„ „ „	8	„ „ „	= 59,2 μ
5	„ „ „	8,5	„ „ „	= 62,9 μ
4	„ „ „	9	„ „ „	= 66,6 μ
1	„ „ „	9,5	„ „ „	= 70,3 μ
3	„ „ „	10	„ „ „	= 74 μ

Ich folge nun Professor Dr. STARK (Über die Zugehörigkeit des Kiefernpollens in den verschiedenen Horizonten der Bodenseemoore. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1927) und versuche, die Länge dieses Blütenstaubs graphisch darzustellen. Zu diesem Zweck trage ich diese Zahlen in ein Ordinaten- und Abszissensystem ein und füge die Werte unserer beiden lebenden Kiefern nach den Angaben von Professor Dr. STARK hinzu. Da aber bei STARK ein Teilstrich = 7,2 μ ist, bei meinem Mikroskop aber 7,4, so war es nötig, sämtliche Zahlen in Mikro umzurechnen. Es ergab sich Abb. 2. In derselben gibt die dicke schwarze Linie die Kurve für die Waldkiefer (*Pinus silvestris*) an, die dünne schwarze Linie die Kurve der Bergkiefer (*Pinus montana*) und die gekreuzte Linie die Kurve des Kiefernpollens aus der untersten

Probe. Die Abbildung erbringt den Nachweis, daß der fossile Blütenstaub der Waldkiefer angehört.

Als durchschnittliche Länge des Kiefernpollens erhielt ich in der untersten Probe (Nr. 10) etwa 56,0 Mikro, bei einer mittleren Probe (Nr. 6) aber 53,2 und bei einer oberen Probe (Nr. 3) nur

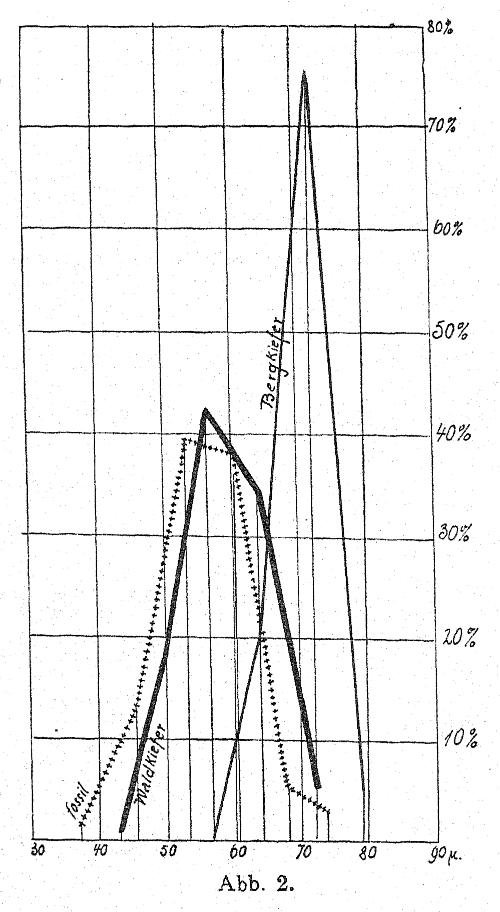


Abb. 2.

noch 49,6 Mikro. Der Blütenstaub wird also nach oben hin immer kleiner. Er zeigt eine stetige Verschlechterung der Vegetationsbedingungen an.

Das Ansteigen der Kiefer in den oberen Schichten, das durch die Kurve des Pollendiagramms angezeigt wird, ist also nur scheinbar. Es wird verursacht durch die noch viel stärkere Schädigung der empfindlicheren Fichte. Das starke Zurückgehen der Fichte muß ohne weiteres ein Ansteigen der Prozentzahlen für die Kiefer zur Folge haben, selbst wenn die letztere ebenfalls etwas zurückgeht.

In den zwei obersten Proben fand ich nur noch 50 und 20 Blütenstaubkörner, obgleich ich viel mehr Präparate durchsucht habe als von der untersten Probe, die ebenfalls durch einen schokoladebraunen, torffreien Letten gebildet wird, und in dem ich reichlichen Blütenstaub festgestellt habe. Ich zählte hier 400 Körner. Auch das weist darauf hin, daß die Vegetationsbedingungen für die Bäume nach oben hin sich immer mehr verschlechtert haben.

Die Entwicklung des Waldes hat also nicht den Charakter einer natürlichen Aufeinanderfolge von regelmäßig sich ablösenden Pflanzenvereinen, einer sogenannten Sukzession. Sie ist vielmehr beherrscht durch eine allmähliche, unter mehrfachen Schwankungen sich vollziehende Verschlechterung des Klimas. Diese tritt im Pollendiagramm in die Erscheinung durch das Absinken der Fichtenkurve und das immer stärkere Hervortreten der Kiefer, die aber trotzdem unter den immer schwieriger werdenden Verhältnissen leidet und immer weniger und kleinere Blütenstaubkörner hervorbringt. Das Eis der Diluvialgletscher rückt vor. Die Ablagerung gehört also einer Zwischeneiszeit an.

Auch das reichliche Vorkommen der Fichte, die am Grunde der Faulschlammbildung 39—41 % des gesamten Blütenstaubs ablagert, bezeugt den zwischeneiszeitlichen Charakter der Schichten; denn die Pollendiagramme aus nacheiszeitlichen Ablagerungen Südwestdeutschlands zeigen keine so hohe Fichtenprozente. Erst in der jüngsten Zeit erreicht die Fichte ähnliche Werte, aber dann ist die Begleitflora ganz anders zusammengesetzt.

Aus dem Pflanzeninhalt dieser Schichten kann leider nicht festgestellt werden, welcher Zwischeneiszeit die Ablagerung angehört. Das läßt sich vielleicht aus der Lage zum Cannstatter Sauerwasserkalk erschließen.

Herr Dr. BERCKHEMER hatte die Güte, mir die wichtigsten Zahlen über die Höhenlage beider Diluvialbildungen zu vermitteln. Die Baustelle in Berg liegt 230,9 m über dem Meer. Die Faulschlammbildung selbst beginnt in 226,9 m Meereshöhe und endet in 227,8 m. Die untere Kante des Cannstatter Sauerwasserkalks aber liegt im großen Travertinsteinbruch von Lauster bei 218—220 m und in dem nur wenig nach Nordosten liegenden Bruch von Haas bei 218 m. Die Faulschlammbildung der Landeshebammenschule liegt also rund 9 m höher als der Sauerwasserkalk. Sie müßte also noch älter sein als der Sauerwasserkalk.

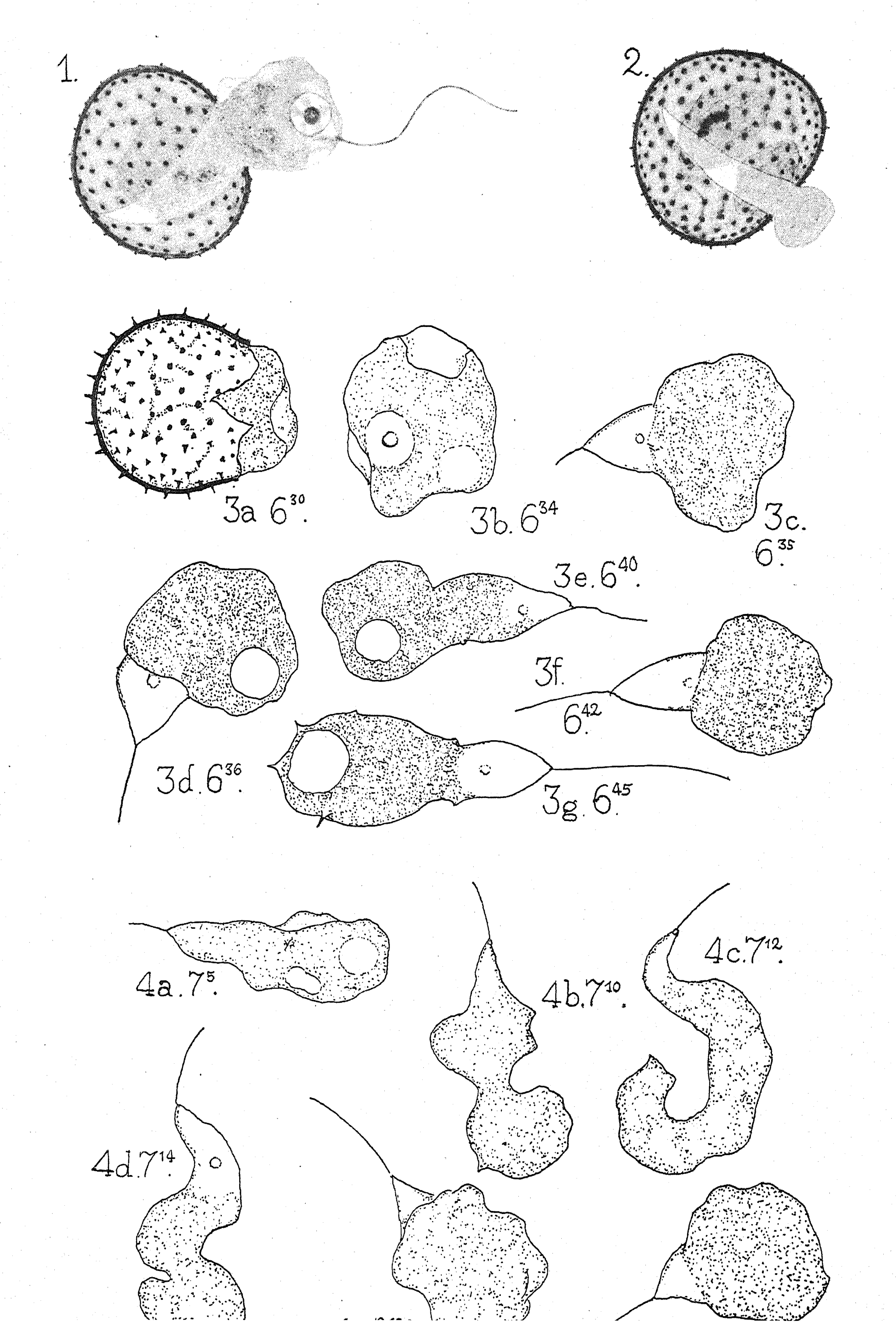
In meiner Arbeit über die diluviale Flora des Cannstatter Sauerwasserkalks, welche in der Zeitschrift für Botanik erschienen ist, habe ich den Nachweis erbracht, daß der Sauerwasserkalk dem

großen Mindel-Riß-Interglazial angehört. Die Faulschlammbildung der Landeshebammenschule müßte also schon aus dem ersten Interglazial von Günz-Mindel stammen.

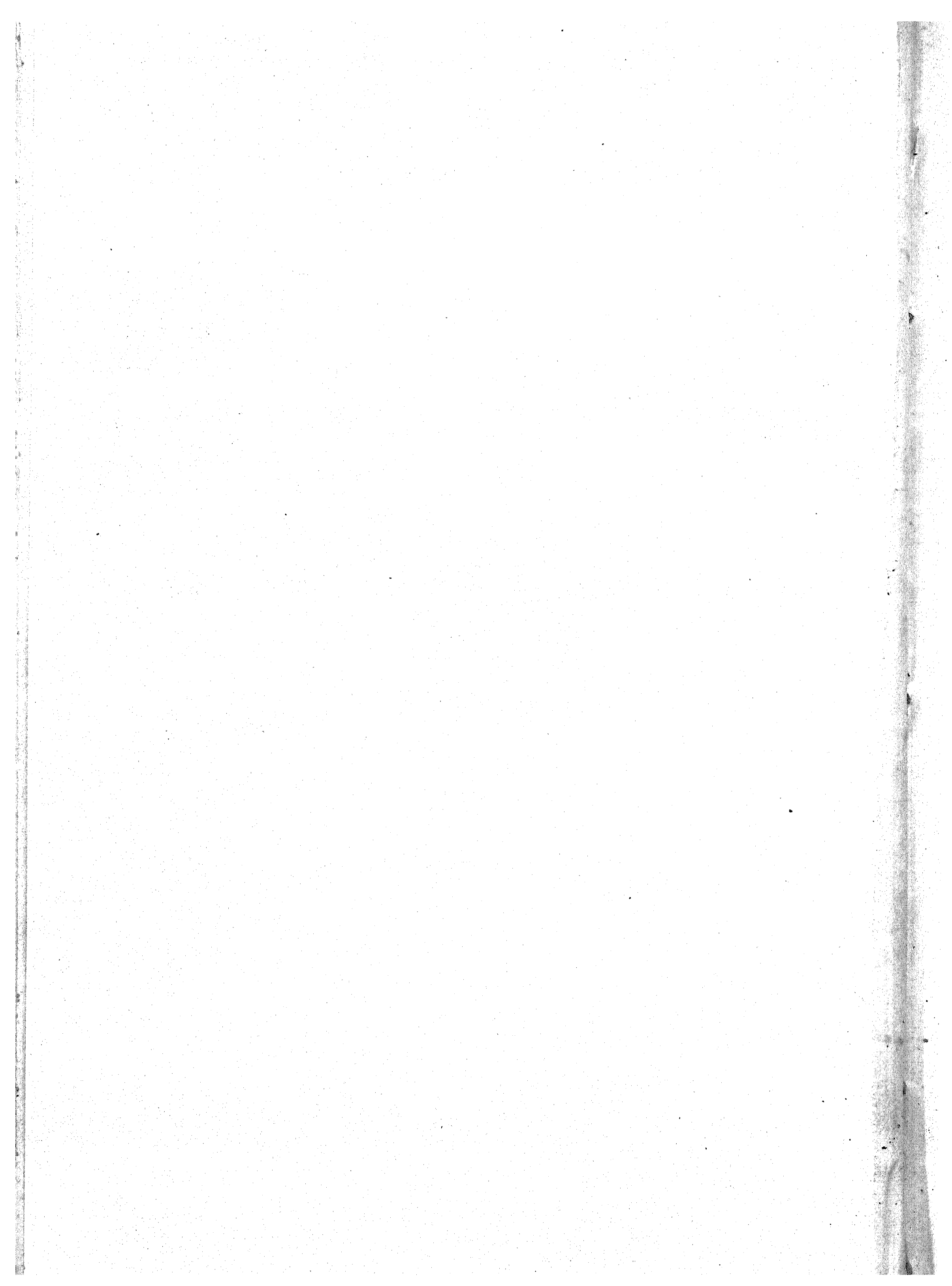
Da aber der Stuttgarter Talkessel ein tektonischer Grabenbruch ist, in welchem die Schichten gegeneinander eingesunken sind, so muß die Geologie zuerst die ehemalige Lage der einzelnen Schichten zu einander und die Tiefe ihres Einsinkens ermitteln, bevor an eine sichere Datierung dieser Ablagerung gedacht werden kann.

Blütenstaubtafel von Berg.

Nummer	Birke	Kiefer	Weide	Hasel	Eiche	Erle	Fichte	Weiß-buche	Zahl der abgezählten Pollenkörner
0	—	95	—	—	—	—	5	—	20
1	—	92	—	—	—	—	8	—	50
2	0,2	79	—	—	—	0.5	20	—	400
3	—	85	—	—	—	—	15	—	100
4	1	87	—	—	—	—	12	—	100
a	1	79	—	—	—	—	20	—	100
5	—	74	—	—	—	—	26	—	100
b	—	76	—	—	—	2	22	—	100
6	—	79	—	—	2	—	19	—	100
c	—	79	—	—	—	3	18	—	100
7	1	80	3	—	1	3	12	—	100
8	1	74	0,5	2	3	0.5	18	0.5	200
d	4	63	1	—	—	1	31	—	100
e	—	61	—	—	—	—	39	—	100
9	1	58	—	—	—	—	41	—	100
10	0,2	69	—	—	—	—	31	—	400
	%	%	%	%	%	%	%	%	



1.
2.
3a 6³⁰.
3b. 6³⁴
3c. 6³⁵.
3e. 6⁴⁰.
3f. 6⁴².
3d. 6³⁶.
3g. 6⁴⁵.
4a. 7⁵.
4b. 7¹⁰.
4c. 7¹².
4d. 7¹⁴.



Es wird höfl. gebeten, Vorträge für die Generalversammlung in Bonn (Pfingsten 1928) bei Herrn Prof. Dr. Fitting, Bonn a. Rh., Poppelsdorfer Schloß, anzumelden. Mit Rücksicht auf die rechtzeitige Drucklegung des Programms müssen diese Meldungen bis zum 15. April eingelaufen sein.

Sitzung vom 24. Februar 1928.

Vorsitzender: Herr L. DIELS.

Der Vorsitzende macht Mitteilung von dem Ableben unseres Mitgliedes des Herrn

Dr. **Paul Kumm,**

Professor, Provinzial-Museumsdirektor in **Danzig,** der nach längerer Krankheit am 14. September 1927 gestorben ist.

Die Anwesenden erheben sich zu Ehren des Entschlafenen von ihren Plätzen.

Als neue Mitglieder werden vorgeschlagen:

Kleinhoonte, Frl. **A.,** am Laboratorium für techn. Botanik in **Delft** (Holland), Poortlandlaan 35 (durch F. A. F. C. WENT und A. PULLE),

Schwartz, Dr. **Oskar,** wissenschaftlicher Hilfsarbeiter am Institut für allgemeine Botanik in **Hamburg** (durch HANS WINKLER und E. IRMSCHER).

Zu ordentlichen Mitgliedern werden ernannt:

Brückner, Dr. **Gerhard,** in **Berlin-Lichterfelde,**
Keller, Emilie Ph., Assistentin in **Voronesch,**
Kemmer, Dr. **Erich,** Assistent in **Gießen,**
Nikitin, Peter A., Assistent in **Voronesch,**
Ostrowskaja, Frl. **M. K.,** Dozentin in **Samara,**
Proskorjakov, Eugeny I., Assistent in **Voronesch,**
Rybin, Dr. **Wladimir,** Assistent in **Petersburg (Leningrad),**
Schreiber, Dr. **Ernst,** Kustos auf **Helgoland,**
Schweickerdt, Dr. **Herold,** in **Pretoria,**
Tichomirov, Viktor N., Assistent in **Voronesch,**
Wehnelt, Dr. **Bruno,** Assistent in **Erlangen.**

Mitteilungen.

8. Wladimir Rasdorsky: Über das baumechanische Modell der Pflanzen.

(Mit 18 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 14. Juli 1927. Vorgetragen in der Oktobersitzung.)

I. Einleitendes.

Im vorigen Jahre habe ich die Ehre gehabt, der Deutschen Botanischen Gesellschaft einen Aufsatz vorzulegen, in dem u. a. darauf hingewiesen wird, daß „das bahnbrechende «Mechanische Prinzip» auch weiterhin zu ertragbringenden Untersuchungen Anregung geben kann, wenn der forschende Botaniker sich Mühe gibt, über die formellen Grenzen des baumechanischen Inhalts des SCHWENDENERschen Werks hinaus sich mit den neueren Errungenschaften der Lehre über «Zwang und Drang» bekanntzumachen“ (**74**[1]), S. 197).

In der vorliegenden Abhandlung, die größtenteils während meines Aufenthalts in Berlin, und zwar im Winter 1925—1926, verfaßt wurde, versuche ich nochmals einen etwas tieferen Blick in die baumechanischen Verhältnisse des Pflanzenkörpers zu werfen, als das für SCHWENDENER, geschweige denn für seine Vorgänger (**51**), möglich war.

Diesmal wollen wir unser Augenmerk den baumechanischen Modellen der Pflanzen zuwenden, d. h. den Produkten der Ingenieurtätigkeit, die am besten die wesentlichsten Charaktere der P f l a n z e als eines B a u w e r k s veranschaulichen, und die uns damit das Mittel geben, die etwaigen Rollen verschiedener Konstruktionsteile der Pflanzenorgane und die Bedeutung der gegenseitigen Lagerungsverhältnisse vom baumechanischen Gesichtspunkte aus mehr oder weniger klar zu ergründen.

Die große Arbeit in dieser Hinsicht wurde von SIMON SCHWENDENER ausgeführt, einem Botaniker, der durch das

1) Die in den Klammern fett gedruckten Zahlen zeigen die Nummern an die den zitierten Arbeiten in dem Literaturverzeichnisse beigelegt sind.

„Bestreben nach mathematischer Strenge und Präzision in der Darstellung morphologischer und entwicklungsgeschichtlicher Tatsachen, nach geometrischer Klarheit bei der Erfassung der räumlichen Beziehungen der Organe, Zellen und Zellkomplexe“ (**53**, S. 4 auf die Bahn der botanisch-mechanischen Untersuchungen geführt wurde.

„Die biegungsfesten und druckfesten Konstruktionen der Ingenieure, die eisernen Brücken und Bahnhofshallen mit ihren zahllosen I-Trägern seien es gewesen, die ihn auf die Idee eines nach gleichen Prinzipien gebauten Pflanzenskeletts gebracht hätten“ (**53**, S. 11), und die Schlußfolgerung aus den dieser Idee gemäß durchgeführten Untersuchungen lautet: „Die Pflanze konstruiert zweifellos nach denselben Regeln wie die Ingenieure, nur daß ihre Technik eine viel feinere und vollendetere ist“ (**19**, **19a**, S. 57).

Die Lehre von SCHWENDENER hat der Botanik im Laufe von etwa 50 Jahren ernst und ehrlich gedient; wir glauben aber, daß es jetzt die höchste Zeit ist, die SCHWENDENERsche Konzeption in mancher Hinsicht zu reformieren; unseres Erachtens gibt uns dazu die neue Analogieführung, dergemäß die Pflanzenorgane als Verbundbauwerke zu deuten sind, gute Anhaltspunkte. Die Verbundbautheorie kann uns in erster Linie behilflich sein, um über die folgenden Seiten der Lehre von SCHWENDENER zu einer größeren Klarheit zu gelangen:

1. Die Frage nach der baumechanischen Rolle des Stereoms und der nicht mechanischen Gewebe, 2. die Konzeption des Stereoms der biegungsfesten Organe als System von „I-Trägern“ und 3. die Hypothese über die lokalmechanische Rolle der Teile des Stereoms, die sich unter die Grundkonzeption von SCHWENDENER nicht einordnen wollen.

Zuerst wollen wir das Wesentlichste aus der Theorie der Verbundbauten darlegen (2. Kapitel); darauf betrachten wir die inneren Verhältnisse der pflanzlichen Organe unter der Voraussetzung, daß diese als Verbundbauwerke aufzufassen sind, wobei sich zeigt, daß die uns interessierenden Verhältnisse viel klarer erscheinen, als das im Lichte der SCHWENDENERschen Konzeption der Fall war (3. Kapitel). Weiter versuchen wir zu zeigen, daß die Pflanzenorgane nicht nur im großen und ganzen als Verbundbauwerke, sondern als vortreffliche Verbundbauwerke aufgefaßt werden können (4. Kapitel). Der letzte Abschnitt (5. Kapitel) enthält eine kurze Zusammenfassung und Schlußbetrachtungen.

II. Das Wesentlichste aus der Baustatik der Verbundwerke.

Nun wollen wir die Prinzipien der Theorie der inneren „Zwang- und Drang“verhältnisse in Verbundbauten betrachten. Es sei ein gerade prismatischer Körper gegeben, der aus einer Grundmasse besteht, in welche Längsstränge aus einem anderen Material unverschiebbar eingelagert sind. Wie steht es nun mit dem Widerstand dieses Verbundkörpers gegen äußere, deformierende Kraftangriffe? In welchem Verhältnisse zueinander stehen die Spannungen der beiden Konstruktionselemente?

Diese Frage wurde in Ingenieurkreisen aufgeworfen, sobald „MONIERs Herstellung von Baustücken aus Zementmörtel mit Drahteinlagen“ (**17**) zutage getreten war. Es mußte eine gewisse Zeit verflossen sein, ehe man im Stande war, die erwähnten und die anschließenden Fragen in befriedigender Weise zu beantworten. Es lag z. B. die falsche Vorstellung nahe, daß „der sprödere Stoff im Anfang allein beansprucht wird, und daß der dehnbarere erst in Wirkung tritt, wenn der erstere schon gerissen ist“ (**17**).

Eine ähnliche Vorstellung wird — allem Anschein nach — auch von SCHWENDENER, wenn auch stillschweigend, in seinen pflanzenbaumechanischen Erwägungen angenommen[1]). Auch noch im Jahre 1908 — und später — herrscht in der Botanik volle Unklarheit in betreff auf die uns interessierenden Verhältnisse: so spricht z. B. VÖCHTING als eine „Voraussetzung“ die Meinung aus, derzufolge es mit der Pflanzenarchitektonik so stehe, „als ob die Pflanze sich einen Körper toter, mechanischer Elemente schüfe, auf den allein das Eigengewicht der Teile und fremde Belastung, wenn solche vorhanden, einwirken, und die lebendigen Gewebe sich gewissermaßen nur an ihn anlehnten, selbst aber weder Zug noch Druck empfänden“. Wenn VÖCHTING meinte, daß es „einstweilen unentschieden bleibt“[2]), „ob diese Vorstellung der Wirklichkeit entspricht, ob nicht . . . Zug und Druck auch die lebendigen Elemente in irgendeiner Form direkt beeinflussen“ (**32**, S. 276), so hatte er recht, da die Erwägungen betreffs Konstruktionen aus verschiedenen Materialien (Verbundbauten) von den Botanikern damals noch nicht in Betracht gezogen werden konnten;

---

1) Im Jahre 1878 spricht einer seiner Schüler — WEINZIERL — die Meinung aus, die sowohl mit SCHWENDENERs Lehre wie mit der wirklichen Sachlage im Widerspruch steht, daß „nach der Lehre von der absoluten Festigkeit der Festigkeits- beziehungsweise der Tragmodul einer Verbindung von mehreren materiell verschiedenen Stäben gleich dem Mittel aus der Summe der Moduli der einzelnen Stäbe ist“ (6, S. 448).

2) Gesperrt von uns.

zur Zeit steht es, glauben wir, anders: die von uns zu betrachtende, auf dem Grunde der modernen Verbundbautheorie basierende Konzeption beantwortet im großen und ganzen die Frage nach der baumechanischen Rolle verschiedener Gewebe der höher organisierten Pflanzen im erwachsenen Zustande.

Diese Konzeption operiert mit den Werten des Elastizitätsmoduls; da bisher die Botaniker diesem Begriff ziemlich ferne standen, so müssen wir hier auf diesen eingehen[1]).

Der gerade prismatische Körper, der die Länge l und die Querschnittsfläche f besitzt, werde der Wirkung von zwei entgegengerichteten Kräften P und —P, deren Richtung mit der Körperachse zusammenfallen, unterworfen; unter Voraussetzung gleichmäßiger Verteilung der Kräfte über die Stabquerschnitte wird auf jede Flächeneinheit des Querschnittes die Kraft $\frac{P}{f}$ einwirken, welcher — beim Gleichgewicht — die ebenso großen, inneren Kräfte entsprechen; die inneren Kräfte, bezogen auf den Flächeninhalt, die sogenannte bezogene oder spezifische Spannung (**57**, S. 8) oder schlechthin Spannung (**62**, S. 2), und zwar Normalspannung, pflegt man mit σ zu bezeichnen, demgemäß $\sigma = \frac{P}{f}$. Wirken die Kräfte ziehend, so haben wir mit Zugspannungen (σ_z), bei den zusammendrückenden Kräften mit Druckspannungen (σ_d) zu tun. Ist P in Kilogrammen (kg), f in Quadratcentimetern (qcm) berechnet, so wird σ in kg/qcm ausgedrückt.

Unter der Kraftwirkung begeht unser Stab Formänderungen, und zwar erleidet er eine Längenvergrößerung[2]) und Querschnittsverminderung bzw. Längenverkürzung und Querschnittsvergrößerung.

Die Längenänderung (l_1 — l) heißt Dehnung und wird durch λ bezeichnet; die letzte Größe, durch die ursprüngliche Länge dividiert, heißt verhältnismäßige, spezifische oder auch bezogene Dehnung (**62**, S. 3; **57**, S. 41). Bezeichnet man die bezogene Dehnung durch ε, so ist nach dem Gesagten $\varepsilon = \frac{\lambda}{l}$.

---

1) Bei der Darlegung der Sätze betreffend die Festigkeitslehre und die Baustatik gebrauchen wir öfters Zitate. Dies wird nicht etwa durch den Umstand verursacht, daß der Autor sich die in Frage stehenden Sätze noch nicht angeeignet hätte; maßgebend für uns war vielmehr die Erwägung, daß für den Leser die Worte eines Mechanikers von Beruf über mechanische Dinge viel überzeugender wirken dürften, als die entsprechende von einem Botaniker gemachte freie Wiedergabe derselben.

2) Seine ursprüngliche Länge l erreicht die Größe l_1.

Handelt es sich um Druckspannungen, so haben wir natürlich nicht mit einer Verlängerung, sondern mit einer Verkürzung zu tun oder, anders gesagt, mit negativer Dehnung.

Nun besteht — innerhalb gewisser Grenzen — gewöhnlich eine Proportionalität zwischen der spezifischen Spannung (σ) und der damit hervorgerufenen spezifischen Dehnung (ε), was man durch die Gleichung $\varepsilon = \alpha \cdot \sigma$ . . . . (1) oder $\lambda = \alpha \cdot \sigma \cdot l$ . . . . (2)[1] zu veranschaulichen pflegt; α — die sogenannte Dehnungszahl (**62**, S. 3—4) oder Dehnungskoeffizient (**57**, S. 42) — soll natürlich die sp. Dehnung für die sp. Spannung gleich 1 (1 kg/qcm) bedeuten, d. h. „Zunahme der Längeneinheit für das Kilogramm Spannung" (**62**, S. 6).

Die letzterwähnte Gleichung erinnert an eine analoge Gleichung aus der Wärmelehre. „Ein Stab mit der Länge l_a und der Temperatur t_a wird auf die Temperatur t_e gebracht. Hierbei dehnt sich derselbe aus um $\alpha_w (t_e - t_a) l_a$, sofern α_w die Längenausdehnungszahl durch die Wärme, d. h. die Zunahme der Längeneinheit für 1° Erwärmung bedeutet.

Ein Stab, welcher anfangs so belastet ist, daß in seinen Querschnitten die Spannung σ_a herrscht, besitzt in diesem Zustande die Länge l_a. Durch Vermehrung der Belastung steigt die Spannung auf σ_e. Hierbei dehnt sich der Stab aus um $\alpha (\sigma_e - \sigma_a) l_a$, worin α die oben erörtete Dehnungszahl bedeutet.

Wie ersichtlich, tritt einfach an die Stelle des Temperaturunterschiedes $t_e - t_a$ der Spannungsunterschied $\sigma_e - \sigma_a$ und an die Stelle der Längenausdehnungszahl durch die Wärme die Dehnungszahl. Beide Erfahrungswerte sind hierbei allerdings als unveränderlich vorausgesetzt, wenigstens innerhalb dieser Temperatur- beziehungsweise Spannungsunterschiede" (**62**, S. 5).

Man pflegt die durch die Gleichung $\varepsilon = \alpha \cdot \sigma$ behauptete Proportionalität zwischen sp. Dehnung und sp. Spannung noch in anderer Form darzustellen: $\sigma = \frac{\varepsilon}{\alpha}$, oder $\sigma = \varepsilon \cdot \frac{1}{\alpha}$, oder $\sigma = E \cdot \varepsilon$ . . . . (3), wenn durch E die Größe $\frac{1}{\alpha}$, d. i. der sogenannte Elastizitätsmodul (der JUNGsche Modul), bezeichnet wird[2]). Diese Gleichung, unter dem Namen des HOOKEschen Gesetzes bekannt, ist einer der grundlegenden Sätze in der Lehre über Zwang und Drang. Wie aus der Gleichung leicht zu ersehen ist, soll E der Spannung gleich

---

1) Wörtlich ausgedrückt ist die sp. Dehnung (ε) das Produkt aus Dehnungszahl und sp. Spannung, oder die Dehnung (λ) ist das Produkt aus Dehnungszahl mal sp. Spannung mal Länge. Für manche Materialien, wie z. B. für Beton, kann das Verhältnis zwischen ε, α und σ nur in erster Annäherung durch die Formel . . . (1) ausgedrückt werden: das fragliche Verhältnis wird manchmal genauer durch die Formel der Art $\varepsilon = \sigma^m \cdot \alpha$ . . . . (1′) dargestellt.

2) Also $E = \frac{1}{\alpha}$ . . . . (4).

sein, die die sp. Dehnung 1 (d. h. die Verlängerung gleich 100 % der anfänglichen Länge) bei einem Stab hervorruft, oder — richtiger gesagt — hervorrufen würde, wenn das Stabmaterial Fähigkeit besäße, sich um 100 % — mit Beibehaltung der Proportionalität zwischen Spannung und Dehnung — zu verlängern; da aber kein Material solche Fähigkeit besitzt, so hat der Wert von E keine reelle Bedeutung, und man hat E schlechthin als $1:\alpha$ sich vorzustellen. BACH und BAUMANN schlagen bekanntlich vor, ohne „den unanschaulichen Begriff des Elastizitätsmoduls" auszukommen und sich statt dessen immer des Begriffes der Dehnungszahl zu bedienen (**62**, S. 6)[1]. Jedenfalls können wir im folgenden nach Belieben entweder $\alpha \left[= \frac{1}{E}\right]$ oder E $\left[= \frac{1}{\alpha}\right]$ in Anwendung bringen. Nachdem wir uns das Wesentlichste über den YOUNGschen (Elastizitäts-) Modul in Erinnerung gebracht haben, wird es ein leichtes sein, uns mit den Grundlagen der Anwendung der allgemeinen Lehre über Zwang und Drang auf die Verbundbauten bekanntzumachen.

Wir wollen mit dem einfacheren Fall anfangen, und zwar dem eines zentrischen Zugs bzw. Drucks, wo die gesamten Elemente eines beliebigen Querschnitts in bezug auf die Deformationen sozusagen gleichwertig sind. Wir wollen die Sachlage mit den Worten eines der Begründer der Verbundbautentheorie — MATTIAS KOENEN — darstellen (**43**).

„In einem stabförmigen Betonkörper mit dem Betonquerschnitt F_b seien Eisenstäbe mit dem Gesamtquerschnitt F_e parallel zu seiner Längsrichtung gleichmäßig verteilt eingebettet. Dieser Körper werde nach Richtung seiner Länge einem über seinen Querschnitt gleichmäßig verteilten Druck P ausgesetzt. Die Querschnittsabmessungen des Körpers seien jedoch im Verhältnis zu seiner Länge so groß, daß ein Einknicken desselben nicht zu befürchten ist, vielmehr nur eine über den Querschnitt gleichmäßig verteilte Zusammendrückung eintritt, die also sowohl für den Betonkörper als auch für die Eiseneinlagen gleich groß ist. Aus dem letzteren Umstande läßt sich dann mit Hilfe der Formänderungsgesetze für Beton und Eisen

1) Wollte man anstatt E eine vielmals kleinere Größe, etwa 0,01 E bzw. 0,001 E als eine spezifische, das Verhalten des Materials beim Deformieren charakterisierende Größe in die Rechnungen einführen, d. i. würde man über die spezifische Spannung sprechen, die die 1 %ige bzw. die 1 ‰ige elastische sp. Dehnung hervorruft, so würde der Begriff des Elastizitätsmoduls viel an Anschaulichkeit gewinnen.

ohne weiteres feststellen, mit welchen Anteilen beide Körperteile an der Druckübertragung tätig sind. Bezeichnet man nämlich mit α_b für Beton, mit α_e für Eisen die durch die Spannungseinheit erzeugte spezifische Längenänderung, mit σ_b die Beanspruchung des Betons, mit σ_e diejenige des Eisens, so wird demnach (vgl. Gl. 4[1])) die Zusammenpressung $\sigma_b{}^m\alpha_b = \sigma_e\alpha_e$[2]) oder mit m = 1 . . . . $\sigma_b : \sigma_e = \alpha_e : \alpha_b$ . . . . (A) oder unter Einführung der E-moduln . . . . $\sigma_b : \sigma_e = E_b : E_e$ . . . . (B).

Das Verhältnis der Spannungen ist also unabhängig von der Größe der Querschnitte; dieselben verhalten sich umgekehrt wie die spezifischen Längenänderungen unter der Spannungseinheit[3]) oder direkt wie die Elastizitätsmoduln der beiden Materialien; m. a. W., je nachgiebiger oder zusammenpreßbarer das eine Material ist im Vergleich zum anderen, um so geringer ist auch die in ihm erzeugte Spannung im Vergleich zu derjenigen des steiferen Materials." Oder, „m. a. W., der nachgiebige Körper weicht dem Druck leichter aus, erleidet also einen geringeren spezifischen Druck, während der straffere[4]) Körper, hier das Eisen, der gleichen Zusammenpressung einen größeren elastischen Widerstand entgegensetzt."

„Die auf die Querschnitte F_b und F_e entfallenden Druckanteile betragen $\sigma_b \cdot F_b$ bzw. $\sigma_e \cdot F_e$; für sie ergibt sich nach obigen Gleichungen

$$\frac{\sigma_b \cdot F_b}{\sigma_e \cdot F_e} = \frac{\alpha_e}{\alpha_b} \cdot \frac{F_b}{F_e} = \frac{E_b}{E_e} \cdot \frac{F_b}{F_e}.$$

Die Anteile verhalten sich also direkt wie die Querschnitte und umgekehrt wie die spezifischen Zusammenpressungen unter der Spannungseinheit bzw. direkt wie die Elastizitätsmoduln."

---

1) Bei uns entspricht dem die oben in einer Fußnote angeführte und besprochene Formel . . . . (1').

2) Hier wird die Zusammenpressung für l = 1 berechnet, die natürlich für die beiden im Verbundkörper auf Druck arbeitenden Materialien (Beton und Eisen) gleich ist, wenn, wie oben vorausgesetzt, die „Zusammendrückung . . . . sowohl für den Betonkörper als auch für die Eiseneinlagen gleich groß ist".

Berechnet man die Zusammenpressungen für die ganze Länge l, so bekommt man $\sigma_b{}^m \cdot \alpha_b \cdot l$ für Betonkörper und $\sigma_e \cdot \alpha_e \cdot l$ für Eiseneinlagen; nach der Gleichsetzung und einer auf der Hand liegenden Reduzierung (: l !) kommt man auf dasselbe hinaus.

3) Die spezifische Längenänderung unter der Spannungseinheit haben wir oben nach BACH als Dehnungszahl bezeichnet.

4) Von den zwei Körpern wird der der straffere (der steifere) sein, welcher den größeren Elastizitätsmodul (E) oder, was auf dasselbe hinausläuft, die kleinere Dehnungszahl (α) aufweist.

„Mit der Summe $\sigma_b \cdot F_b + \sigma_e \cdot F_e = P$[1]) und der Gleichung (B) berechnen sich dann leicht die Spannungen selbst, womit auch die Anteile $\sigma_b \cdot F_b$ und $\sigma_e \cdot F_e$ bekannt sind, und zwar wird, indem man

$$\frac{\alpha_b}{\alpha_e} = \frac{E_e}{E_b} = n \text{ setzt, } \sigma_b = \frac{P}{F_b + n\,F_e},\ \sigma_e = \frac{P}{F_e + \frac{1}{n}F_b} \quad . \; . \; . \; . \; (C).$$

Für die Ermittlung der Beanspruchung des Betonquerschnitts ist also der Eisenquerschnitt mit dem n-fachen Betrage in Rechnung zu ziehen, während für die Feststellung der Eisenbeanspruchung der Beton nur mit $\frac{1}{n}$ seines Querschnittes in Ansatz zu bringen ist, wenn beide Querschnittsanteile auf einerlei Material reduziert werden" (**43**, S. 12—13).

Ganz analog steht es, wenn unser geradeprismatischer Verbundkörper zentrisch auf Zug beansprucht wird.

Wir haben in erster Linie die Sachlage in den auf „reinen" Zug bzw. Druck beanspruchten Verbundbaukonstruktionen betrachtet. Nun wollen wir der Biegung unser Augenmerk zulenken. Der Einfachheit wegen wollen wir über gerade prismatische Träger sprechen, deren Querschnitte je mindestens zwei Symmetrieebenen haben, wobei das Biegungspaar in eine dieser Ebenen fällt.

Bekanntlich wird in der angenäherten Theorie, die den gewöhnlichen Ingenieurberechnungen zugrunde liegt, angenommen, daß die ebenen Querschnitte des Trägers, die senkrecht zur Stabachse gezogen wurden, auch nach der Biegung eben bleiben[2]). Dies wird auch für Verbundträger angenommen, indem man auf dem von KOENEN schon im Jahre 1886 aufgestellten Vorschlag basiert. Was die Pflanzenteile anbetrifft, so erweisen z. B. die technischen Prüfungen, daß „die Annahme des Ebenbleibens der Querschnitte auch für Holz zulässig" „erscheint" (**62**, S. 308). Von SCHWENDENER wird diese Annahme in bezug auf die Pflanzenorgane stillschweigend vorausgesetzt (**3**, S. 112—115); von DETLEFSEN wurden in den sorgfältig angestellten Biegungsversuchen (mit Spiegelbeobachtungen) an lebendigen Stengelstücken Resultate konstatiert, die mit dieser Annahme in guter Übereinstimmung stehen (**13**).

1) Die Bedingung des Gleichgewichtes zwischen den an jedem Querschnitt in der Längsrichtung tätigen inneren und äußeren Kräften.

2) „Diese Annahme . . . . ist zuerst von BERNOULLI aufgestellt worden und dient seit den Arbeiten von NAVIER allgemein als Ausgangspunkt der Biegungslehre in der technischen Mechanik" (**57**, S. 75).

„Es kann . . . . als nachgewiesen gelten, daß auch selbst bei solchen Materialien, die dem HOOKEschen Gesetze nicht gehorchen, die BERNOULLIsche Annahme als hinreichend genau zutreffend angesehen werden kann" (**57**, S. 76).

Stützt man sich auf die Annahme des Ebenbleibens der Querschnitte und berücksichtigt man die Verhältnisse zwischen den Elastizitätsmoduln, so sind die Widerstandsverhältnisse in einem Verbundträger leicht zu ergründen, wie KOENEN und NEUMANN[1]) hervorgehoben haben. Bringen wir uns zuerst die Verhältnisse des homogenen Trägers in Erinnerung.

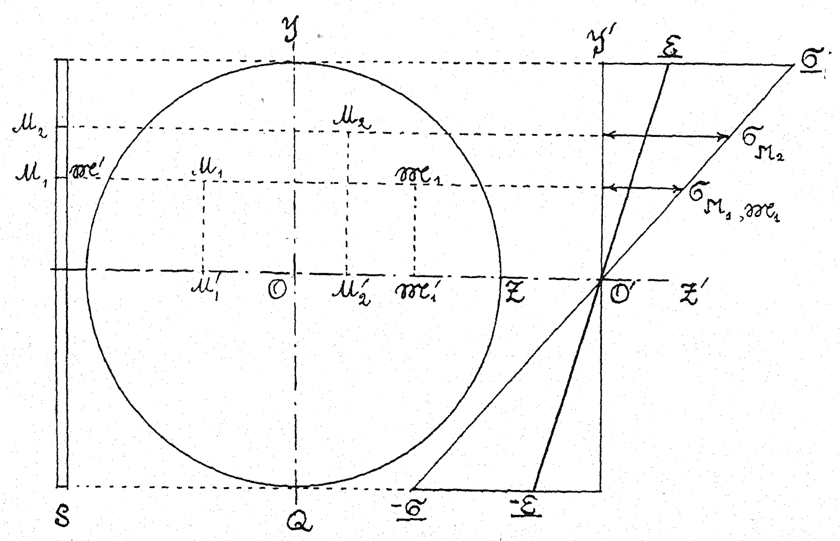


Abb. 1. S, Q = eine dünne Querscheibe (im Querschnitt Q und Seitenansicht S dargestellt), aus einem gebogenen, homogenen Träger gedanklich ausgeschnitten, OY = die Richtung der zur Ebene der Zeichnung senkrechten Ebene der Lasten, OZ = die Stellung der Nullinie. Rechts die die Verteilung der Normaldehnungen ($-\varepsilon O'\varepsilon$) bzw. der Normalspannungen ($-\sigma O'\sigma$) veranschaulichenden Geraden (vgl. den Text). Die Druckzone unten, die Zugzone oben gedacht; für den Fall der umgekehrten Biegung braucht man nur das Vorzeichen — bei den σ und ε von unten nach oben hinzustellen.

Aus dem Ebenbleiben der Querschnitte und aus dem Umstand, daß es in einem gebogenen Träger eine Schicht („die neutrale Schicht"[2])) gibt, deren längsverlaufende Elemente („Fasern" der technischen Festigkeitslehre) keine +- oder —-Dehnung aufweisen (d. i. weder Zug- noch Drucklängsspannungen erleiden), folgt, daß die „Fasern" Längsdeformationen — Verkürzungen

1) S. bei EMPERGER (30, S. 37—38).

2) Die ihr im Querschnitte entsprechende Linie wird die neutrale Achse oder auch die Nullinie des Querschnittes genannt (57, S. 77).

bzw. Verlängerungen — entwickeln, die proportional dem Abstande von der neutralen Schicht (von der neutralen Achse) sind. „Wenn außer der BERNOULLIschen Annahme auch noch das HOOKEsche Gesetz[1]) gilt, müssen wir darauf schließen, daß auch die Normalspannungen σ, die im Querschnitte übertragen werden, ihrem Abstande von der neutralen Achse proportional zu setzen sind“[2]) (57, S. 77).

Wir wollen diesen wichtigen, in der botanischen Literatur ziemlich vernachlässigten Satz durch ein Schema veranschaulichen (Abb. 1).

Denken wir uns einen gebogenen homogenen Träger und eine unendlich dünne Scheibe (S, Q), die durch zwei parallel zueinander und senkrecht zur Längsachse des Trägers verlaufende Ebenen begrenzt ist, so erleiden alle Elemente („Fasern“) der Scheibe, die gleich von der neutralen Schicht entfernt sind, die gleichen Normaldehnungen (ε) und die gleichen Normalspannungen (σ); die ε- und die σ-Werte der ungleich von der neutralen Schicht entfernten Elemente (z. B. M_1 und M_2) verhalten sich zueinander wie deren Entfernungen von dieser Schicht (wie $M_1M_1' : M_2M_2'$); wird die größte Dehnung durch ε und die größte Spannung durch σ bezeichnet, so veranschaulicht die gerade Linie $-\underline{\varepsilon}O'\underline{\varepsilon}$ — in bezug auf das Koordinatenkreuz $Y'O'Z'$ die Dehnungsverteilung und die Gerade $-\underline{\sigma}O'\underline{\sigma}$ — die Normalspannungsverteilung für die ganze Querschnittsscheibe, und zwar in dem Sinne, daß die Abscissen ihrer Punkte den Werten von ε bzw. von σ für entsprechende Punkte unserer Querscheibe Ausdruck geben. So findet man z. B. die Spannungen für drei beliebige „Fasern“ M_1, $\mathfrak{M}_1$ und M_2, wenn man die zur Linie OO' parallelen Geraden durch M_1, $\mathfrak{M}_1$ und M_2 führt und die Strecken derselben zwischen der Geraden $-\underline{\sigma}O'\underline{\sigma}$ und der Linie $O'Y'$ (und zwar die Strecken $\sigma_{M_1} = \sigma_{\mathfrak{M}_1}$, σ_{M_2}) abliest.

Etwas verwickelter und doch im Grunde genommen ziemlich einfach ist die Verteilung der Normalspannungen an dem beliebigen Querschnitt in einem Verbundträger.

Wie oben hervorgehoben, darf man auch für diesen Fall den BERNOULLIschen Satz annehmen.

---

1) S. oben die Formel betreffend Proportionalität zwischen Dehnung und Spannung — Formel . . . . (3).

2) Diesen wichtigen Schluß hat zuerst NAVIER aus der BERNOULLIschen Annahme gezogen (57, S. 77).

Wir betrachten nun eine aus einem gebogenen Verbundträger gedanklich ausgeschnittene Platte (Abb. 2), die durch zwei un-

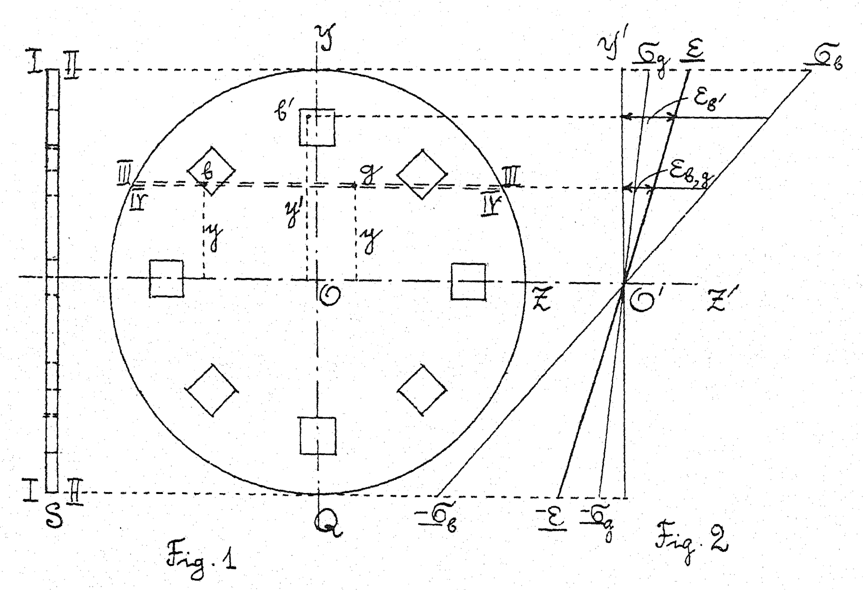


Abb. 2, Fig. 1. Eine dünne, gedanklich aus einem Verbundträger herausgeschnittene Querplatte im Querschnitt (Q) und Seitenansicht (S). In der Grund- (z. B. Beton-)Masse sind Bewehrungs- (z. B. Eisen-)stränge verteilt, deren Querschnitte der Einfachheit wegen als Quadrate angenommen wurden. O—Y = die Richtung der zur Ebene der Zeichnung senkrechten Ebene der Lasten, OZ = die Nullinie.

Abb. 2, Fig. 2. Das zu der Abb. 2, Fig. 1 gehörige Schema der Dehnungen und der Spannungen. Zugzone oben, Druckzone unten gedacht. Die Gerade $-_{\varepsilon}O'_{\varepsilon}$ veranschaulicht die Verteilung der +- und —-Dehnungen für die beiden Materialien: da der Verbundträger monolithisch arbeiten und dem BERNOULLIschen Gesetz sich unterordnen soll, so entspricht z. B. die Strecke $\varepsilon_{b,g}$ den gleichen Dehnungen der zwei Elemente (b und g, Fig. 1), die, den verschiedenen Konstruktionsteilen (der Bewehrung bzw. der Grundmasse) angehörend, von der Nullinie gleich weit entfernt sind.

Die Gerade $-_{\sigma_b}O'_{\sigma_b}$ veranschaulicht die Normalspannungen für die Bewehrung und die Linie $-_{\sigma_g}O'_{\sigma_g}$ für die Grundmasse, wenn $Y'\sigma_b : Y'\sigma_g$ gleich $E_b : E_g$ (= m) ist; hier bedeuten E_b und E_g die Elastizitätsmoduln für Bewehrung und für Grundmasse.

endlich nahe[1]), parallele Querebenen (I—I und II—II) begrenzt sei. Dem eben Gesagten gemäß soll die Verteilung der Längsdefor-

1) Der Abstand zwischen den Ebenen I—I und II—II soll jedenfalls der Bedingung entsprechen, daß das Biegungsmoment keine merkliche Veränderung erleidet.

mationen für unseren Trägerteil wieder durch das geradlinige Diagramm ($-\underline{\varepsilon}O\underline{\varepsilon}$) veranschaulicht werden.

Wie steht es nun mit den Spannungsverhältnissen? Denken wir uns zwei unendlich nahe, parallel zueinander und zur Neutralschicht verlaufende Ebenen III—III und IV—IV; ein beliebiges Grundmasseelement (g) und ein Bewehrungselement (b) darin erleiden die gleich großen Verlängerungen (bzw. Verkürzungen), da sie von der neutralen Schicht gleich entfernt sind, und demzufolge verhalten sich deren Normalspannungen wie die Elastizitätsmoduln:

$$\frac{\sigma_g}{\sigma_b} = \frac{E_g}{E_b} \quad \ldots . (m).$$

[Wir bringen uns eine der Grundformeln, und zwar Formel .... (3) in Erinnerung; diese lautet: $\sigma = E \cdot \varepsilon$ .... (3). Für unsere Elemente („Fasern") g und b sieht die Formel so aus: $\sigma_g = E_g \cdot \varepsilon_g$ .... (3′) und $\sigma_b = E_b \cdot \varepsilon_b$ .... (3″). Da ε_g und ε_b gleichzusetzen sind, so erhält man nach Division $\left(\frac{\sigma_g}{\sigma_b} = \frac{E_g \cdot \varepsilon_g}{E_b \cdot \varepsilon_b}\right)$ und Reduktion $\left(\frac{\sigma_g}{\sigma_b} = \frac{E_g}{E_b}\right)$ die unter .... (m) angeführte Gleichung].

Vergleichen wir jetzt die zwei ungleich von der Neutralschicht entfernten Bewehrungselemente b und b′; deren Normalspannungen σ_b bzw. $\sigma_{b'}$ kann man — der Formel .... (3′) gemäß — so darstellen: $\sigma_b = E_b \cdot \varepsilon_b$ .... (3″) und $\sigma_{b'} = E_{b'} \cdot \varepsilon_{b'}$ .... (3‴). Da $E_{b'}$ und E_b gleich sind, so haben wir nach Division und Reduktion $\left(\frac{: E_b}{: E_b}\right)$ die Beziehung: $\frac{\sigma_b}{\sigma_{b'}} = \frac{\varepsilon_b}{\varepsilon_{b'}}$ .... (n).

Durch Multiplikation der Gleichungen .... (m) und .... (n) erhalten wir: $\frac{\sigma_g}{\sigma_b} \cdot \frac{\sigma_b}{\sigma_{b'}} = \frac{E_g}{E_b} \cdot \frac{\varepsilon_b}{\varepsilon_{b'}}$ und ferner nach der Reduktion: $\frac{\sigma_g}{\sigma_{b'}} = \frac{E_g \cdot \varepsilon_b}{E_b \cdot \varepsilon_{b'}}$.

Das Verhältnis $\frac{\varepsilon_b}{\varepsilon_{b'}}$ kann man aber durch $\frac{y}{y'}$ ersetzen, denn die Deformationen unseres monolithisch gedachten Verbundträgers sollen sich dem BERNOULLIschen Satz unterordnen, und folglich sind die $\pm$-Dehnungen proportional den Abständen von der Nullinie.

Nach der Substitution haben wir also: $\frac{\sigma_g}{\sigma_{b'}} = \frac{E_g}{E_b} \cdot \frac{y}{y'}$ .... (5), d. h. die Normal- (Zug- bzw. Druck-)spannungen der Elemente (der „Fasern") eines Querschnitts in dem Verbundträger sind den Abständen von der Neutrallinie und den Elastizitätsmoduln der in Frage kommenden Materialien proportional.

Für den Fall des zentrischen Drucks haben wir also die Darlegung von KOENEN ausgenutzt; den Biegungsfall haben wir selbständig in einer den Nichtfachmännern möglichst klaren und zugänglichen Form dargestellt. Will man selbst näher auf die uns hier interessierenden theoretischen Dinge eingehen, so möchten wir in erster Linie auf PROSKURJAKOWs Buch verweisen (**71**): darin kann man eine hübsche Ableitung des für die gesamten Sonderfälle (wie Zug, Druck, exzentrischer Druck, Biegung und Knickung) gültigen Satzes finden, der besagt, daß man die Normalspannungen in einem geraden Stabe aus zwei Materialien mit verschiedenen Elastizitätsmoduln (E_1 und E_2) nach den Formeln für den homogenen Stab berechnen kann, wenn man die Querschnittsfläche des zweiten Materials auf das erste Material reduziert, indem man diese mit $m = \frac{E_2}{E_1}$ multipliziert, d. h., wenn man das zweite Material gedanklich als m-mal verdichtetes erstes Material betrachtet (**71**, S. 347, 346–348).

„Es liegt an der Hand, daß für den Stab aus 3 bzw. mehr Konstruktionsteilen verschiedener elastischer Eigenschaften das Berechnungsverfahren das gleiche bleibt“; man soll „die Querschnittsanteile auf das eine Material durch Multiplikationen mit $\frac{E_2}{E_1}, \frac{E_3}{E_1}$ usw. reduzieren“ (**71**, S. 347).

III. Die Betrachtung der inneren Verhältnisse in den pflanzlichen Verbundbauten nebst der Kritik der früheren Konzeption.

Die SCHWENDENERsche Lehre erschien bekanntlich Anfang der siebziger Jahre (1873—1874: **2**, **3**), während die ersten Anfänge der Theorie über die Verbundbauwerke dem Ende der achtziger Jahre (1886—1890) angehören; dies macht uns den Umstand leicht verständlich, daß den Arbeiten von SCHWENDENER und von seinen Schülern die Kenntnis der im vorigen Kapitel dargelegten Verhältnisse so gut wie fehlt; daher läßt die frühere Vorstellung von der Leistung der dickwandigen Stränge (und Schichten) sowie der „Füllung“ in dem gesamten Gewebeverbande manches zu wünschen übrig.

Betrachten wir nun — im Lichte der Verbundbaustatik — die scharfsinnige und doch fehlerhafte I-Trägertheorie von SCHWENDENER.

In seinen Versuchen, vom baumechanischen Gesichtspunkt aus die Verteilungsdetails von festerem Material im peripherischen Bereiche bei den „biegungsfesten“ Pflanzenorganen zu erörtern,

hält bekanntlich SCHWENDENER die Feststellung der „I-Träger“ für grundlegend. In einfacheren Fällen soll man als „Gurtungen“ eines I-Trägers die zwei gegenständigen Bastscheiden eines Bündels sich denken (Abb. 3a, T—T); in anderen Fällen werden die mehr getrennt liegenden Bastmassen — von denen die eine die subepidermale Bastrippe, die andere die ganze Bastscheide eines Bündels vorstellt — als die I-Trägergurtungen aufgefaßt, indem die dazwischenliegenden Gewebe, wie Phloem, Xylem, Parenchym (gelegentlich einschließlich der Lufträume), für eine I-Trägerfüllung angenommen werden (Abb. 3b, T_1—T_1' und T_2—T_2').

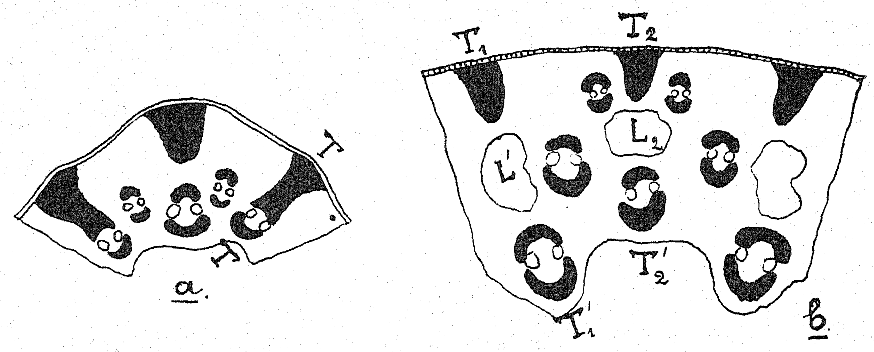


Abb. 3. Beispiele der SCHWENDENERschen „I-Träger“, und zwar im Stengel von *Juncus glaucus*. a) „Teil eines Querschnittes durch den Halm 1,5 cm unter seiner Spitze“; b) „Teil eines Querschnittes durch den oberirdischen Teil des Halmes“ (nach HABERLANDT, 12, 6. Aufl., S. 160, Fig. 58 C und A). T—T = die „I-Träger“, L = Luftkanäle.

Nicht etwa der Beschreibungseinfachheit wegen führt SCHWENDENER diese Bezeichnungsart ein, sondern er hält die erwähnten Gewebekomplexe im eigentlichen Sinne für I-Träger, was nicht nur aus seiner Klassifikation „der Querschnittsformen des mechanischen Systems“ ersichtlich ist, sondern auch aus seiner Erwägung hervorgeht, daß, wenn „die biegungsfesten, oberirdischen Stengel“ — im Gegensatz zu dem „hohlzylindrischen Bastmantel“ bei manchen unterirdischen Organen — „isolierte, peripherische Träger besitzen“, dies als „ein deutlicher Hinweis auf die unbestrittene Herrschaft des mechanischen Prinzips“ aufzufassen sei (3, S. 127).

Diese Vorstellung, derzufolge man die uns interessierenden Armierungsteile als I-Träger betrachten soll, leidet an Fehlern und

Widersprüchen und gibt keine klare, eindeutige und der Wirklichkeit entsprechende Erklärung der Verteilung der baustatischen

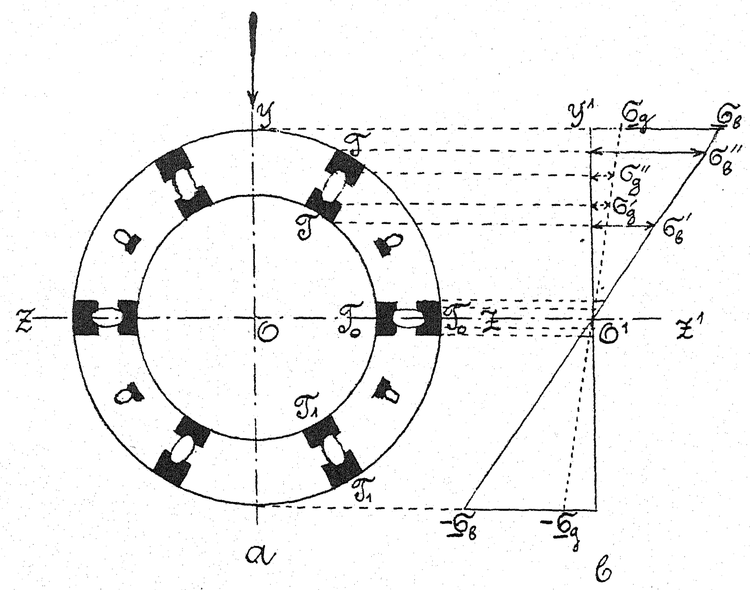


Abb. 4. Ein Verbundträgerquerschnitt, der den schematisierten Querschnitt des Stengels von *Scirpus caespitosus* (nach SCHWENDENER, 3, S. 45) wiedergibt. Die „Bast"bündel schwarz koloriert.

OY = die Schnittlinie der Ebene der Belastung mit der Ebene der Zeichnung, ZOZ = die der angenommenen Biegungsrichtung entsprechende Nullinie. Ist oben die Zugzone, so erleiden die g e s a m t e n Elemente der oberen Zone Z u g lastspannungen, die der unteren Zone D r u c k lastspannungen (und umgekehrt, wenn oben die Druckzone ist).

Ist $Y'\underline{\sigma_b} : Y'\underline{\sigma_g}$ gleich $E_b : E_g$ (wo durch E_b der Elastizitätsmodul der Bewehrung und durch E_g der Elastizitätsmodul der Grundmasse bezeichnet ist), so veranschaulicht die Gerade $-\underline{\sigma_b}O'\underline{\sigma_b}$ die Spannungsverhältnisse für die Bewehrung und die gerade Linie $-\underline{\sigma_g}O'\underline{\sigma_g}$ für die Grundmasse. Wie aus dem Schema ersichtlich ist, werden die g e s a m t e n Elemente eines beliebigen SCHWENDENERschen „I-Trägers" in einem beliebigen Moment entweder Zug- (T—T) oder Druck- (T'—T') Spannungen unterworfen: so erleiden die beiden „Gurtungen" des „Trägers" T—T gegebenenfalls Zugspannungen, deren Größen sich zwischen σ'_b und σ''_b befinden, und die „Füllung" erleidet Zugspannungen von σ'_g bis zu σ''_g; in dem „Träger" T'—T' herrschen jetzt Druckspannungen.

Nur in der Sonderstellung, wo (wie beim „Träger" T_o—T_o in Fig. 4) die Nullinie des Trägers die beiden „Gurtungen" eines „I-Trägers" schneidet, sind in dem letzten gleichzeitig Zugzone, Nullinie und Druckzone vorhanden; dann möchte man, ohne Fehler zu begehen, über „Träger" sprechen; ein „I-Träger" ist auch in diesem Falle nicht vorhanden: man kann sich höchstens zwei |-Träger (|· -|) denken.

Rollen zwischen den verschiedenen Konstruktionsteilen der Verbundbauten, die in den Pflanzenorganen verkörpert sind.

In der Tat sind die in Rede stehenden Stereomstränge (subepidermale Bastrippen, Bastbündelscheiden) sowie die Paare derselben nebst den sie trennenden (oder, wenn man will, sie verbindenden) Gewebemassen an und für sich keine Träger, sondern immer nur Stränge, analog den Bewehrungseisensträngen der Verbundbauten. Aber vielleicht arbeiten diese Stränge im Gesamtorgan der Pflanze trägerähnlich, etwa dank den radialen und tangentialen Verbindungen mit anderen Gewebemassen? Wir können auch diese Frage mit nein beantworten.

Stellen wir uns die Biegungsarbeit eines von SCHWENDENER (und von uns) als Träger gedachten Stengels vor, so müssen wir uns, da der Stengel als eine Trägereinheit vorliegt, die neutrale Linie etwa in der Lage ZOZ vorstellen, wenn OY die Richtung der Ebene des biegenden Kräftepaars anzeigt (Abb. 4).

Nehmen wir an — als erste Annäherung und der Einfachheit des Schemas halber —, daß das Material der gesamten Bastmassen den gleichen Elastizitätsmodul (E_b) besitzt, und daß die übrigen Gewebe („Grundmasse“, „Füllung“) den Elastizitätsmodul E_g haben. Aus dem oben (Kapitel II) über die Verteilung der Normalspannungen im Verbundträger Gesagten geht unzweideutig hervor, daß die Verteilung der Zug- und Drucknormaldehnungen und -spannungen auf dem Querschnitt eines schematisiert dargestellten Stengels dem Schema unserer Abb. 4b entspricht, d. i. alle Elemente eines vermeintlichen I-Trägers werden in einem beliebigen Moment entweder dem Zug oder dem Druck unterworfen, — was durchaus nicht die Spannungsverteilung ist, die für einen Träger bezeichnend erscheint: in dem Balken entwickeln sich gleichzeitig die Zug- und Drucknormalspannungen, die proportional den Abständen von der Neutralschicht sind (Abb. 5). Kurz gesagt, man kann einen SCHWENDENERschen „I-Träger“ so wenig wie ein Paar Eisenstränge in dem Eisenbetonträger oder wie einen beliebigen, aus dem Träger gedanklich herausgegriffenen, längsverlaufenden Teil („Faser“ der Festigkeitslehre oder die „Faser“-gruppe) als einen „Träger“ auffassen. Nur in Sonderfällen würde die Bezeichnung „Träger“ für ein Paar Baststränge, wenn auch nicht fruchtbar, so doch nicht grob falsch sein; fällt die Richtung der biegenden Kräfte so aus, daß die entsprechende Neutralebene einen „I-Träger“ schneidet, dann sind dessen Elemente teils dem Zug, teils dem Druck unterworfen (wie bei T_0-T_0); doch haben wir auch diesmal nicht mit einem I-Träger, sondern — wenn man will — mit „zwei verkoppelten |-Trägern“ zu tun.

Die soeben ausgeführte kritische Erörterung gilt vollends auch dann, wenn wir die Sachlage genauer, als in erster Annäherung, betrachten wollen, d. h. wenn wir zahlreiche Abstufungen der E-Werte bei den durch eine Querfläche zu zerschneidenden Geweben annehmen; was die Normaldehnungen (Verlängerungen in der Zugzone, Verkürzungen in der Druckzone) anbetrifft, so gilt das frühere Schema und die frühere Schlußfolgerung. Was die Normalspannungen anbelangt, so ist die Sachlage derart: um

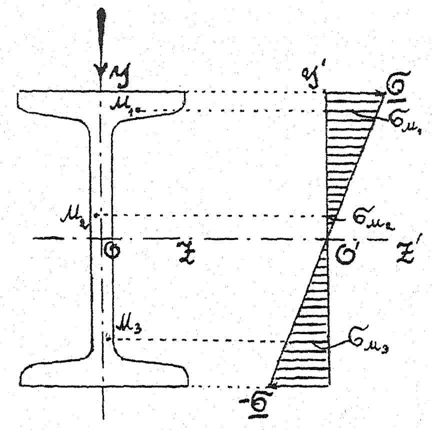


Abb. 5. Die Abbildung bringt die Spannungsverhältnisse bei dem echten I-Träger zur Anschauung, wo, wie bei jedem gebogenen Träger, Zugzone, Nullinie und Druckzone zu unterscheiden sind: die Zugspannungen steigen von der Nulllinie bis zur Peripherie der Zugzone von 0 bis zu σ hinauf und die Druckspannungen in der Druckzone von 0 bis $-\sigma$.

die Verteilung von Normalspannungen an einem Querschnitt darzustellen, soll die Multiplikation der Größen, die die Dehnungen darstellen, durch die E-Werte stattfinden; nach alledem sehen wir in gebogenem (Verbund-) Träger wieder Zugzone, neutrale Schicht, Druckzone, während der beliebige SCHWENDENERsche „I-Träger" entweder auf Zug oder auf Druck beansprucht wird; manchmal kann — wie früher — konstatiert werden, daß der „I-Träger" die Stellung in bezug auf die Neutrallinie einnimmt, daß er — ausnahmsweise — trägerähnlich arbeitet, aber jedenfalls als ein in der ungünstigsten Stellung (als ⊢⊣) aufgestellter Träger (oder als zwei verkoppelte I-Träger).

Es sei hervorgehoben, daß für flache Organe, wie Blattspreiten, wo die Neutralebenen der selbsttätig gedachten SCHWENDENERschen

I-Träger und die Neutralschicht der ganzen Spreite beinahe zusammenfallen können, unsere Einwände hinfällig werden; das trifft z. B. zu für manche der Fälle, die im „dritten Typus“ des „Systems der subepidermalen Träger“ von SCHWENDENER zitiert werden; sobald aber „die Blattspreite eine rinnenförmige Gestalt erhält“ oder „die Blätter auch mehrfach gefaltet sind“ (**3**, S. 104—105), haben unsere obigen Erörterungen auch hierfür Gültigkeit. Es braucht wohl kaum betont zu werden, daß bei Blattstielen und Blattscheiden die Bezeichnung „I-Träger“ für die gepaart gedachten Bastmassen wiederum meistens fehlerhaft und irreführend ist.

Wir haben auf die eine Schattenseite der Lehre von den „I-Trägern“ als vermeintlichen konstruktiven Elementarorganen der Pflanzen hingewiesen; diese Lehre wird aber unter Umständen noch in einer anderen Hinsicht ungenügend. Die Sache ist die, daß der Verfasser der I-Trägertheorie sich genötigt sieht, 1. die gesamten Baststränge um jeden Preis unter sein Schema zu bringen; 2. die Stränge, die das unter keiner Bedingung tun wollen, werden (und zwar unberechtigterweise) für Elemente erklärt, die nicht zu dem auf Biegung arbeitenden Gerüstapparat gehören; dabei werden neue Hypothesen aufgestellt, namentlich über die nicht näher definierten „lokalmechanischen Rollen“. Führen wir als Beispiele nur die Einführung von Begriffen an, wie „mehrgliedrige Trägergruppen“[1]) oder „Phalanxe von 4—6 Gliedern“[2]) gelegentlich der Stengel, in denen zahlreiche Baststränge (teils als subepidermale Rippen, größtenteils aber als Bündelscheiden) auf dem Querschnitt zerstreut erscheinen. Mögen auch diese Bezeichnungen zu SCHWENDENERs Zeiten neuartig und aufklärend gewirkt haben, so enthalten sie doch nichts mehr als die aufs äußerste durchgeführte Entwicklung der von uns oben als fehlerhaft dargestellten I-Trägerkonzeption.

Als zweites Beispiel sei das folgende angeführt: Bei der Erörterung über den „fünfzehnten Typus: Palmen“ (**3**, S. 66—68) wird „der Satz“ aufgestellt, „daß das mechanische System des Palmenstammes in dem außerordentlich festen, peripherischen Teil des Holzkörpers, und nur in diesem, zu suchen ist. Sowohl die tiefer liegenden Fibrovasalstränge des Markes als die im Rindenparenchym zerstreuten Bastbündel können mit Rücksicht auf Biegungsfestigkeit gar nicht in Betracht kommen, letztere schon darum nicht, weil es nach mechanischen Prinzipien ganz

1) **3**, S. 48, Taf. II, Fig. 1.
2) **3**, S. 51, Fig. 7.

und gar keinen Sinn hätte, außerhalb der beiden Gurtungen eines Trägers, als welche hier offenbar die auf dem nämlichen Durchmesser liegenden, peripherischen Bastbelege des Holzkörpers zu betrachten sind, noch ein paar schwächere Gurtungen in der Rinde, und zwar in Gestalt von kleinen Bastbündeln, anzubringen. Das Vorhandensein solcher Bündel muß daher notwendig mit irgendwelchen anderen Bedürfnissen der Pflanze, worüber wir freilich auf Vermutungen angewiesen sind, im Zusammenhang stehen" (**3**, S. 67).

Wir haben ein typisches Beispiel dafür angeführt, daß der Autor das unzureichende Schema der „I-Träger" durch hypothetische „irgend welche andere Bedürfnisse der Pfanzen" zu retten versucht.

Und doch kann man ganz leicht und einfach auch im gegebenen Falle die baumechanische Rolle aller Baststränge formulieren: nach unseren obigen Darlegungen erleiden die gesamten Bewehrungselemente die Längsdeformationen — Verlängerungen bzw. Verkürzungen, — und damit die Zug- bzw. Druckspannungen, die deren Abständen von der neutralen Schicht proportional sind[1]); die kleinste Deformation und Spannung, die jedes Element unter Umständen erleidet, ist für alle Elemente („Bastfasern") die gleiche, und zwar 0; das findet statt bei einer solchen Richtung des Biegungsmomentes, in der die Neutralebene das gegebene Element schneidet; die Verhältnisse zwischen den größten Deformationen und Spannungen, welche verschiedene Elemente unter Umständen erleiden, können durch die Verhältniszahlen der Abstände dieser von dem Zentrum des Querschnitts ausgedrückt werden, die Gleichheit der möglichen Biegungungsmomente nach allen Richtungen vorausgesetzt. In der Tat wird von einem Elemente die höchste Spannung entwickelt, wenn es am weitesten von der Neutralschicht entfernt ist; dies findet aber dann statt, wenn die Neutralschicht eine solche Lage hat, daß der durch unser Element gehende Radius mit dieser Schicht einen rechten Winkel (90^0) bildet; die Entfernung des Elements von der Neutralschicht gleicht dann dem Abstande desselben vom Zentrum.

Für die folgenden Ausführungen wollen wir das nebenstehende Schema (Abb. 6) des Stammquerschnitts benutzen; wir wollen die Baststränge ins Auge fassen, aus welchen nach SCHWENDENER die „I-Träger" sich aufbauen (b_t), ferner die tiefer liegenden „Stränge des Markes" (b_i) und „die im Rindenparenchym zerstreuten Bastbündel" ($b_ä$); die Kreise $T_ä$ und T_i bezeichnen die Grenzen des Bezirks, wo die SCHWENDENERschen I-Träger liegen; in der Figur

1) Die gleichen E angenommen.

sieht man noch die neutrale Linie ZOZ und vier Gerade, die, die Kreise $T_{ä}$ und T_{i} tangierend, parallel zur Linie ZOZ verlaufen.

Wir betrachten an Hand dieses Schemas die Spannungsverhältnisse für einen beliebigen Moment. Die Strangelemente in den Bereichen $I'_{ä}$, $I''_{ä}$ erleiden Zug- bzw. Druckspannungen, die

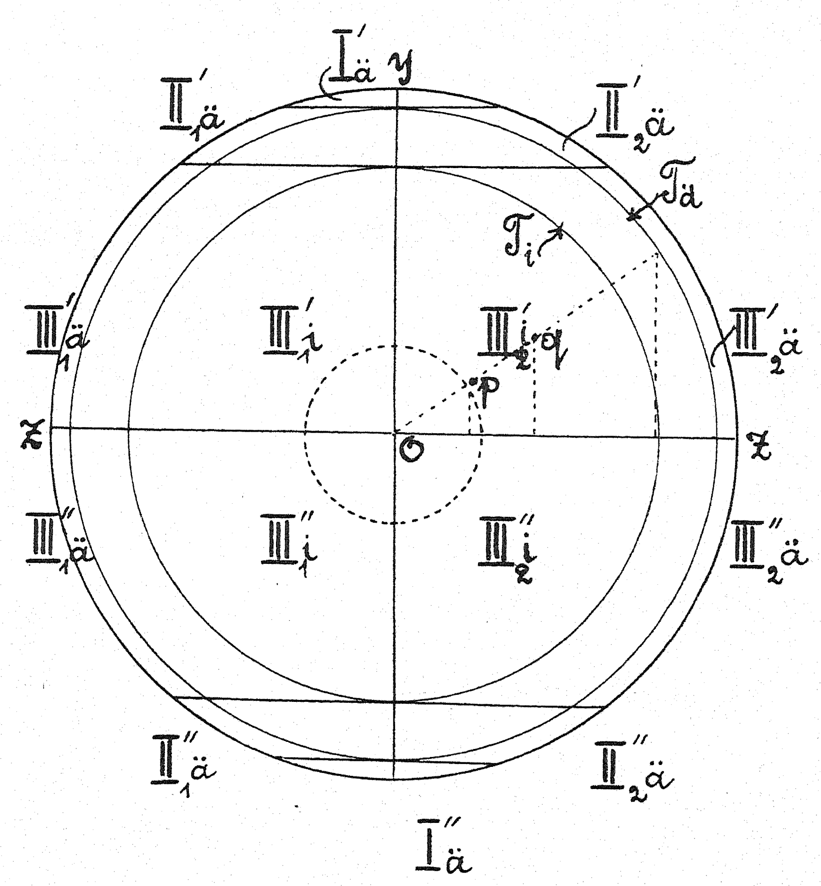


Abb. 6. Siehe den Text.

höher sind als die größten Spannungen bei den Elementen b_{t}; die Bereiche $II'_{1ä}$, $II'_{2ä}$, $II''_{1ä}$, $II''_{2ä}$ schließen die Baststränge $b_{ä}$ ein, welche Spannungen erleiden, die gleich sind den Spannungen der entsprechenden (d. i. auf denselben Parallelen zur Neutralschicht liegenden) Elemente b_{t}; dasselbe gilt für die Bereiche $III'_{1ä}$, $III'_{2ä}$, $III''_{1ä}$, $III''_{2ä}$ der peripherischen Baststränge und für die Bereiche III'_{1i}, III''_{1i}, III'_{2i}, III''_{2i}, wo sich die tiefer liegenden „Stränge des Markes“

befinden. Mögen also die Stränge, welche nach SCHWENDENER sozusagen „außerträgerisch" sind, den Strängen des Bereiches $T_i - T_ä$ an Mächtigkeit und an Dichtigkeit nachstehen[1]), so vermögen sie Widerstandsarbeit zu leisten, die der Arbeit der „echten mechanischen" Elemente qualitativ ganz gleichartig ist; was die Spannungsintensitäten anbetrifft, so werden die „im Rindenparenchym zerstreuten Bastbündel" sogar in höherem Grade, als die „Träger"bündel beansprucht; die innenliegenden Bastbelege arbeiten durchschnittlich in schwächerem Grade als diese; es sind die verschiedensten Abstufungen vorhanden: nehmen wir z. B. zwei Elemente, deren Abstände vom Zentrum ½ r bzw. ¼ r betragen, so ersehen wir, daß diese Elemente, die doch schon sehr weit innenwärts von der „Träger"schicht entfernt sind, Zug- bzw. Druckspannungen erleiden, die bei jeder beliebigen Stellung der Nullinie mehr als 50 % bzw. mehr als 25 % der Spannungen betragen, die die auf denselben Radien befindlichen „mechanischen" Elemente par excellence entwickeln. Wollte man gewisse innerste Elemente als so gut wie nicht arbeitende Konstruktionsglieder anerkennen, so wäre schwer zu entscheiden, welchen Bruchteil des Radius man wählen sollte; wenn sogar 25 % der Höchstbeanspruchung schon als eine für „echt mechanische" Baststränge unzureichende Inanspruchnahme angesehen würde, so hätte man mit einem verhältnißmäßig sehr kleinen Bereiche des „Markes" zu tun, wo die Bastbelege „ohne" mechanische Bedeutung wären[2]).

Also haben wir keinen reellen Grund, den äußersten („rindenständigen") und den innersten („markständigen") Bastelementen bedeutende Zug- und Druckspannungen abzuerkennen, und daher liegt nicht die geringste Not vor, diesen Elementen als vermeintlich „nicht arbeitenden" eine nicht näher bestimmte „lokalmechanische" Arbeit aufzuerlegen.

So steht es mit der Funktion verschiedener Baststränge in den Fällen, wo die Bewehrungselemente auf dem ganzen Querschnitt zerstreut erscheinen. Was nun die Rationalität der Konstruktion anbetrifft, so kann natürlich für die Beurteilung derselben das Schema der „I-Träger" (zweiter Ordnung), das überhaupt irrtümlich ist und in den uns jetzt interessierenden Fällen

1) Diese Erwägung zielt auf die Bemerkungen von SCHWENDENER über „ein paar schwächere Gurtungen" „in Gestalt von kleinen Bastbündeln" (3, S. 67) und über die „im Rindenparenchym zerstreuten Bastbündel" (S. 67).

2) Natürlich gibt es einen ganz kleinen innersten Bezirk, wo in der Regel nur ganz geringe Zug- und Druckspannungen stattfinden können; aber hier soll die bedeutende Schubbeanspruchung eintreten (darüber siehe unten).

sogar jeder Anschaulichkeit entbehrt[1]), von sehr fraglichem Nutzen sein; die Frage nach der Konstruktionsrationalität wollen wir etwas später untersuchen.

Die Unzulänglichkeit der SCHWENDENERschen Konzeption macht sich natürlich auch in den Arbeiten seiner Schüler bemerkbar. In dieser Hinsicht ist der Versuch von SCHÜTZE[2]), den Bau der Baumfarnstämme näher zu ergründen, besonders lehrreich.

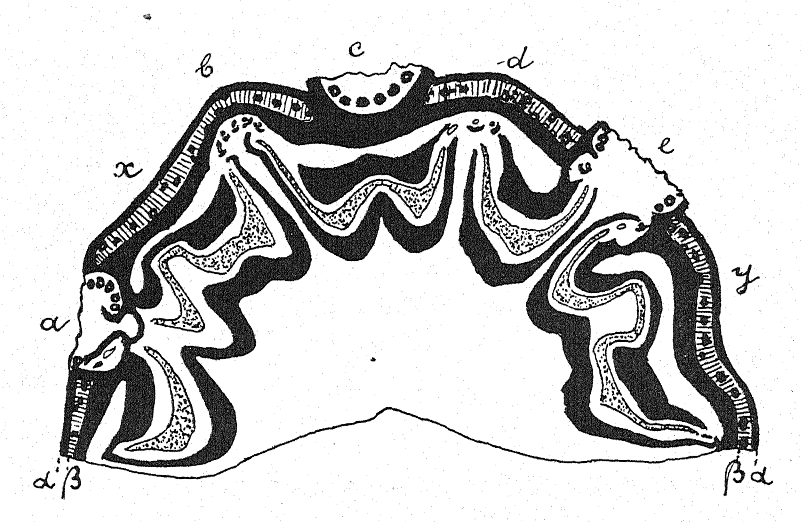


Abb. 7. „Querschnitt durch den Stamm von *Dicksonia Karsteniana* (etwas verkleinert). Alle innerhalb von β gelegenen, schwarzen Teile sind Stereom. Die Hauptgefäßbündel sind punktiert, die Blattspurbündel nicht. Alle weißgehaltenen Teile sind Parenchym. a, b, c, d, e = Blattnarben und Blattlücken." „α) Außenschicht, β) Faserzellschicht mit Luftwurzeln" (nach SCHÜTZE, 29, S. 10, Fig. 2).

Es sei uns gestattet, ein Zitat aus dem Aufsatz von SCHÜTZE anzuführen, in dem klar zutage tritt, wie man sich erfolglos den Kopf zerbricht, wenn die Erörterung der baustatischen Verhältnisse ohne Kenntnisse in der Verbundbautentheorie ausgeführt wird.

---

1) Beim Studium des „Mechanischen Prinzips" (3) dürfte man kaum darüber Klarheit gewinnen können, was man hier, bei zahlreichen zerstreuten Baststrängen und Bastbelegen, für die I-Träger halten soll, und aus wie vielen Strängen und Belegen jeder I-Träger besteht.

2) Früher hat POTONIÉ (7, 10) versucht, die Konstruktion der Baumfarnstämme baumechanisch zu erklären. Sein Versuch erscheint der Meinung von SCHÜTZE sowie unseres Erachtens nach unbefriedigend. Der Kürze wegen gehen wir auf die Arbeit von POTONIÉ hier nicht ein.

„Wenn der mechanische Außenring am Stamme der Baumfarne fehlen würde, so wären die beiden Stereomscheiden der Hauptbündel vollkommen ausreichend, um den Stamm biegungsfest zu machen (Abb. 7). Man könnte sie dann als die beiden Gurtungen eines doppelten T-Trägers auffassen. Da aber bei den von mir untersuchten Baumfarnen ein Außenring vorhanden ist, werden diese Verhältnisse doch etwas komplizierter und schwieriger verständlich. Man ist daher wohl genötigt, anzunehmen, daß der mechanische Außenring als äußere Gurtung und die innere Stereomscheide als Gegengurtung eines T-Trägers fungieren, während der äußeren Stereomscheide, die etwa die Mitte zwischen den beiden Gurtungen einnimmt, nur eine lokalmechanische Bedeutung zukäme. Schwerverständlich bliebe jedoch immer die bedeutende Stärke der äußeren Stereomscheide, die in dieser Hinsicht von der inneren nicht verschieden ist, oder man müßte annehmen, daß dem mechanischen Außenringe eine Bedeutung für die Biegungsfestigkeit des Stammes nicht zukäme, was aber sehr wenig wahrscheinlich ist. Ebenso erscheint es ausgeschlossen, daß alle drei Festigungseinrichtungen als Architekturteile wirksam sind; denn ein solcher Träger mit drei Gurtungen wäre, wie leicht einzusehen, höchst unrationell gebaut und würde kaum mehr leisten als ein Träger mit zwei Gurtungen“ (**29**, S. 48—49).

Dieser hin- und herschwankende Gedankengang befriedigt wohl weder SCHÜTZE noch den Leser. Und doch lautet klar und einfach die Antwort, die uns die Verbundbautentheorie auf die Frage geben kann, ob und wie die „drei Festigungseinrichtungen“ im Farnstamme an der Widerstandsleistung gegen die äußeren deformierenden Faktoren teilnehmen. Aus dem, was wir schon kennengelernt haben, folgt, daß 1. durchaus nicht „ausgeschlossen erscheint, daß alle drei Festigungseinrichtungen als Architekturteile wirksam sind“ und 2. daß keineswegs „der äußeren Stereomscheide ... nur eine lokalmechanische Bedeutung zukäme“; in der Tat werden alle Armierungselemente, soweit deren Elastizitätsmodul gleich groß angenommen werden kann[1]), bei zentrischem Druck unter der eigenen Schwere der Farnpflanze gleich beansprucht; bei der Biegung und Knickung werden die Elemente eines beliebigen Querschnittes proportional ihren Abständen von der neutralen Linie

1) Es liegt kein Grund vor, eine bedeutende Verschiedenheit der E-Werte bei den „drei Festigungseinrichtungen“ zu vermuten. Wäre es anders, so würden die Querschnittselemente beim Druck proportional deren E-Werten, bei Biegung und Knickung proportional den E-Werten mal Abstände der Elemente von der neutralen Linie in Anspruch genommen.

des Stammquerschnittes (also etwa von einem der Querschnittsdurchmesser) auf Zug bzw. Druck beansprucht.

Es sei hier noch einer größeren Abhandlung von RIKLI gedacht (**20**), in der wir eingehenden Erwägungen über das mechanische System der Cyperaceen begegnen. RIKLI basiert auf der Lehre, die die größte Bedeutung den „I-Trägern" zweiter Ordnung zuschreibt; so ist u. a. der Umstand zu erklären, daß in den baumechanisch-klassifikatorischen Erwägungen von RIKLI die Epidermis so gut wie keine Rolle spielt, wenn auch er selbst annimmt, daß bei diesem Gewebe „die oft verstärkte Cellulosemembran vorwiegend mechanische Funktionen übernimmt" (**20**, S. 507); ferner wird dem „zwischen den beiden großen, seitlichen, überall auftretenden Gefäßen" vorhandenen „mechanisch verstärkten Holzparenchym" immer nur „eine lokalmechanische Bedeutung" zugeschrieben (S. 509). RIKLI teilt die von ihm studierten „biegungsfesten" Konstruktionen bei den Cyperaceen in 9 Gruppen; so gut wie bei allen diesen Gruppen (vielleicht nur die erste und die achte ausgenommen) „begegnen wir einer architektonischen Eigentümlichkeit": „es ist die gleichmäßige Verteilung der subepidermalen Rippen an der ganzen Peripherie" (**20**, S. 511). Nach RIKLIs Meinung „sollte man nun z. B. erwarten, daß sich die mechanischen Elemente zu zwei kompakten, gegenüberliegenden peripherischen Säulen vereinigten": „die mechanische Widerstandsfähigkeit einer solchen kompakten Masse wäre entschieden größer, als die einer einzelnen Rippe" (S. 511). RIKLI glaubt „darum, diese gleichmäßige Verteilung der widerstandsfähigen Elemente" habe „hauptsächlich den Zweck, fällige Spannungsdifferenzen leichter auszugleichen und ein Collabieren des zarteren Assimilations- und Grundgewebes zu verhindern" (S. 511); „wir können daher", meint RIKLI, „sagen: die peripherische Lagerung der mechanischen Elemente erfolgt im Interesse der allgemeinen Bauprinzipien, ihre spezielle Verteilung und Anordnung aber wird hauptsächlich durch lokalmechanische Bedürfnisse bedingt" (S. 511—512).

Im Lichte der oben von uns betrachteten Sätze über die Verhältnisse in den Verbundträgern erscheint diese RIKLIsche Konzeption ganz unstatthaft. Das einzig richtige in seinem Gedankengang ist das, daß die „mechanische Widerstandsfähigkeit" einer „kompakten Masse", die aus der Hälfte der gesamten mechanischen Elemente eines Organs bestände, „entschieden größer wäre, als die einer einzelnen Rippe"; ferner schließen sich an dieses — ganz unnötige — Gedankenkettenglied zwei entschieden fehlerhafte Glieder: RIKLI nimmt wohl erstens an, daß beim

Angriff der biegenden Kräfte jedesmal nur ein einzelnes (mit der Richtung des Biegungsmomentes zusammenfallendes?) Bastrippenpaar in Anspruch genommen wird[1]), und zweitens betrachtet er stillschweigend jede „I-Träger"-Hälfte (d. i. jeden Baststrang) als einen an und für sich der Biegung Widerstand leistenden Balken, was wiederum eine falsche und irreführende Vorstellung ist. Daher entsteht eine unrichtige Auffassung der fraglichen pflanzlichen Konstruktionen: es ist ein leichtes[2]), Berechnungen auszuführen, die zeigen, daß (wenn natürlich das Organ als ein einheitlicher Verbundträger betrachtet wird) gerade die bei den fraglichen Cyperaceen vorhandene, d. i. die verteilt-peripherische Anordnung der Bewehrungsstränge (der „Bastrippen") baumechanisch zutreffender ist, als die Anordnung in wenigen kompakten Massen. Damit fällt die vermeintliche Notwendigkeit weg, an hypothetische lokalmechanische Bedürfnisse zu appellieren; auch die Rollen der starken Epidermis und des „mechanisch verstärkten Holzparenchyms" sind ohne „eine lokalmechanische Bedeutung" zu deuten.

In unserer kritischen Betrachtung der früheren Auffassung begnügen wir uns hier mit dem Gesagten[3]); es sei nur noch hervorgehoben, daß manche Botaniker in ihrem Bestreben, die „I-Träger" herauszufinden, alle Grenzen überschritten haben und die vermeintlichen I-Träger auch im Körper der Flechten (**21**) und Pilze (**22**) ausfindig gemacht haben.

Aus dem oben Dargestellten kann man wohl ersehen, daß bei der Ergründung der Fragen nach Qualität und Intensität der widerstandsentwickelnden Tätigkeit verschiedener pflanzlicher Konstruktionselemente (darunter der Baststränge) das Schema, welches auf dem I-Träger zweiter Ordnung basiert, seine Rolle dem Schema des Verbundbalkens überlassen muß, welch letzteres Schema auf den Grundsätzen der Lehre über die monolithischen Verbundträger basiert; hat man sich das Gesetz der Proportionalität zwischen den Normal- (Zug- und Druck-)spannungen der Trägerelemente und dessen Abständen von der neutralen Schicht sowie

1) Wir wissen schon, daß jedesmal alle Elemente arbeiten, und zwar proportional ihren Abständen von der gesamten — je nach der Richtung des Biegungsmomentes verlaufenden — Neutralschicht des Organs.

2) Ein prinzipiell leichtes; die fraglichen Berechnungen sind jedoch ziemlich zeitraubend.

3) Es sei nur nebenbei gesagt, daß alle bisherigen Versuche, die etwaige Exzentrizität der Baum- und Strauchachsen baumechanisch zu ergründen, schon deshalb unbefriedigend erscheinen, weil die Autoren der etwaigen Verschiedenheit der Elastizitätsmoduln, z. B. zwischen dem Rot- und Weißholz, nicht Rechnung getragen haben.

den Elastizitätsmoduln angeeignet, so kann man immer eine genügend klare und exakte Vorstellung von der mechanischen Beanspruchung verschiedener Elemente der pflanzlichen Konstruktionen gewinnen; hypothetische lokalmechanische Bedürfnisse, ein Korrektiv zur sinnreichen und doch grundfalschen „I-Träger"-Konzeption, werden wohl unnötig sein.

Die Grundmasse (Füllung) spielt somit eine wichtige baustatische Rolle in dem Sinne, daß sie die aus dem steiferen Material hergestellten Bewehrungsteile in den gehörigen Abständen von der gemeinen neutralen Schicht des ganzen Verbundträgers festhält, wodurch die Bewehrungs„fasern" die $\pm$-Dehnungen (und demgemäß die $\pm$-Normalspannungen) entwickeln, die proportional deren Abständen von der Trägerneutralschicht sind; in dem Trägheitsmoment Θ[1]) erscheint dadurch der Anteil der Bewehrung als die Größe $\frac{E_b}{E_g} \cdot \Sigma \Delta f_b \cdot d_b^2$, wenn durch E_b der Elastizitätsmodul der Bewehrung, durch E_g der Elastizitätsmodul der Füllung, durch Δf_b die Querschnittsfläche einer beliebigen Bewehrungs-„faser" und durch d_b deren Abstand von der Neutralschicht des monolithisch gedachten Verbundträgers bezeichnet wird; das Symbol Σ soll bedeuten, daß man die gesamten Produkte $\Delta f_b \cdot d_b^2$ summieren soll, um die Größe Θ zu berechnen.

Wenn auch jedes Querschnittselement der Grundmasse eine n-mal $\left(\text{wenn } n = \frac{E_b}{E_g}\right)$ kleinere Normalspannung erleidet, als das gleichweit von der Neutralschicht entfernte Bewehrungselement, so wird doch die gesamte Füllung eine beträchtliche Summande $\Sigma \Delta f_g \cdot d_g^2$ [2]) für das ganze Trägheitsmoment $n\ \Sigma \Delta f_b \cdot d_b^2 + \Sigma \Delta f_g \cdot d_g^2$ und eine beträchtliche Summande $E_g \cdot \Sigma \Delta f_g \cdot d_g^2$ für die ganze Biegungssteifheit $E_b \cdot \Sigma \Delta f_b \cdot d_b^2 + E_g \cdot \Sigma \Delta f_g \cdot d_g^2$ verleihen[3]).

---

1) Und dementsprechend auch in dem Widerstandsmoment W, dessen Zähler gleich Θ ist. — Über Θ und W wollen wir eingehender an einer anderen Stelle sprechen, und zwar in dem Aufsatze über „Die baumechanischen Aufgaben der Pflanzenorgane".

2) Hier wird durch Δf_g die Querschnittsfläche eines kleinen Füllungsteils, durch d_g dessen Abstand von der Neutralschicht des gesamten Trägers bezeichnet.

3) Diese im Grunde genommen ganz einfachen Formeln liegen dem Leser an der Hand, wenn er die zum Studium der SCHWENDENERschen Lehre nötigen mechanischen Vorkenntnisse hat (man lese z. B. S. 72—91 bei FÖPPL, 57) und das vorige Kapitel unseres Aufsatzes aufmerksam gelesen hat. — Will man alle Abstufungen in den Elastizitätsmodulwerten bei verschiedenen Geweben der „Bewehrung" und der „Füllung" zum Ausdruck bringen, so hat man mit etwas verwickelteren Formeln zu tun.

Die Eigenspannungen.

Wir haben die Lastspannungen, d. i. die durch die äußeren mechanischen Angriffe (wie die des Windes, der Schwerkraft) hervorgerufenen Spannungen, betrachtet; wir wollen hier anhangsweise noch ein paar Worte über die Eigenspannungen sagen.

Sind die Eigenspannungen sehr bedeutend, wie bei jungen, stark turgeszierenden Pflanzenorganen, so haben wir mit Verhältnissen zu tun, in denen man ein besonderes physikalisches Modell für Pflanzenkonstruktionen braucht, wie z. B. eine unter starkem inneren Luft- bzw. Wasserdruck befindliche Kautschukröhre, was schon SCHWENDENER nicht außer acht gelassen hat[1]) (**3**, S. 101—103).

Liegt der — ziemlich übliche — Fall vor, daß Eigenspannungen von mäßiger Größe vorhanden sind, so haben wir mit einer interessanten Analogie zwischen den pflanzlichen und den technischen Verbundbauten zu tun: die Eigenspannungen (und zwar „Anfangs"spannungen) entstehen in jedem fertiggestellten Eisenbetonkörper dadurch, daß der Beton beim Erhärten an der Luft schwindet, seine Länge somit verkürzt, die Eiseneinlagen aber dabei ein Hindernis bieten, wodurch im Beton Zug-, in den Eiseneinlagen Druckspannungen entstehen; bei Erhärtung des Verbundkörpers unter Wasser entwickeln sich — umgekehrt — die Anfangsdruckspannungen im Beton und Anfangszugspannungen in der Bewehrung (**55**, S. 6—9).

Der analoge „Herstellungsvorgang" wird in den Pflanzen dadurch bedingt, daß bekanntlich „jedes wachsende Glied einer Pflanze aus äußeren und inneren Schichten besteht, deren Wachstum, wenigstens während einer gewissen Zeit, mit verschiedener Geschwindigkeit in derselben Richtung fortschreitet" (J. SACHS[2]), S. 507—508): „Die notwendige Folge", die wir alle gut kennen, „ist eine entsprechende Spannung der verschiedenen Schichten gegeneinander; die rascher wachsenden werden an der ihrem Wachstum entsprechenden Ausdehnung nach bestimmten Richtungen hin gehindert (komprimiert), bewirken aber ihrerseits eine Dehnung der langsamer wachsenden Schichten, welche diese durch ihre Elastizität auszugleichen suchen" (l. c., S. 508).

In welchem Grade werden nun die von uns früher betrachteten Lastspannungsverhältnisse durch die soeben besprochenen Eigen-

1) Siehe noch bei PERRY (**31**, S. 473—475) die theoretischen und die technischen Erwägungen, die sich an die Betrachtung der pneumatischen Radreifen anschließen und die Möglichkeit des Konstruierens der pneumatischen Säulen u. a. besprechen.

2) J. SACHS, Lehrbuch der Botanik, 1868, Leipzig.

spannungen beeinflußt? Die Antwort der Lehre über „Zwang und Drang" lautet: „Solange die Elastizitätsgrenze nicht überschritten wird" — und gerade solche Fälle liegen bei uns wie bei SCHWENDENER der Betrachtung zugrunde —, „verhält sich ein mit Eigenspannungen behafteter Körper gegenüber einer Belastung genau so, als wenn er frei von Eigenspannungen wäre". Oder anders ausgedrückt: „Die Lastspannungen sind unabhängig von den Eigenspannungen" (**63**, S. 273). Daraus folgt, daß unsere obigen Betrachtungen über die Spannungsverhältnisse gültig sind in dem Sinne, daß diese ganz richtig die Sachlage betreffs der Lastspannungen darstellen, und insofern wir die Frage nach dem gegen die äußeren mechanischen Angriffe geleisteten Widerstand zu erledigen bestrebt sind, so ist nichts weiter hinzuzufügen. Würden wir aber in einem beliebigen Falle die Frage stellen nach der vollen (absoluten) Spannung verschiedener Gewebestränge, so hätten wir mit den algebraischen Summen der Last- und der Eigenspannungen zu tun.

Ziehen wir nun die Fälle in Betracht, wo — bei mäßig großen Eigenspannungen — die Lastspannungen so hoch ansteigen, daß die Elastizitätsgrenze überschritten wird, anders gesagt, wo in dem Körper Spannungen auftreten, von denen ein Teil „zurückbleibt, wenn alle Lasten von ihm entfernt werden" (**63**, S. 266), dann bleiben die Erwägungen, welche für schwächere Beanspruchungen stattgefunden haben, im wesentlichen richtig. Die Details der Spannungsverteilung sehen aber nunmehr etwas anders aus; die Sachlage kann dann nicht mit Hilfe der einfachen algebraischen Zusammenhänge, sondern an Hand graphischer Schemata (und verwickelterer Formeln) erörtert werden. Wir möchten hier nur das hervorheben, daß das Gewebstrangstück, das die Elastizitätsgrenze überschritten hat, anfängt, einen verhältnismäßig kleineren Anteil als vorher an der Entwicklung der Spannungen zu nehmen. Die Sache liegt so, daß die Dehnungszahl — in der Regel — nach der Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze zunimmt, mit anderen Worten, daß das Material sich bei höheren Spannungen „nachgiebiger" erweist[1]).

Jedenfalls steht es in der uns interessierenden Hinsicht mit den pflanzlichen Bauten viel besser als mit technischen Verbund- (Eisenbeton-)bauten. Bei dem Eisenbeton wird die Sachlage dadurch verwickelt, daß der Beton 1. schon bei sehr niedriger Beanspruchung

---

1) Es sei nebenbei bemerkt, daß es wenige Materialien, wie z. B. Leder, gibt, wo die Dehnungszahl mit wachsender Spannung abnimmt (**62**, S. 68—71).

sich schwer dem Proportionalitätsgesetz unterordnet und die Elastizitätsgrenze überschreitet und 2. bei etwas höherer Ausdehnung reißt. Daher kommt es, daß die Techniker in ihren Lehr- und Handbüchern sich nicht nur mit den — jedem modernen Techniker geläufigen — Grundgleichungen für Verbundträger, sondern — noch mehr — mit den halbempirischen Korrektionen derselben angesichts des „schlechten" Verhaltens des Betons befassen.

Jedenfalls nimmt der Techniker im Einklang — mit den Prüfungsresultaten — an, daß die Eiseneinlagen sich bei den in Betracht kommenden Anstrengungen von Verbundträgern dem Gesetz der Proportionalität zwischen den Spannungen und dem Abstand von der neutralen Achse des Verbundträgers unterordnen, auch dann, wenn Risse in der Zugzone des Betons anfangen sich zu bilden. Umsomehr[1]) dürfen wir Botaniker fast unbeschränkt die von uns für die Leistung der „Bewehrung" und der „Füllung" in den Pflanzenorganen aufgestellten Prinzipien anwenden, mögen auch in den pflanzlichen Verbundbauwerken Anfangs- und Restspannungen stattfinden.

IV. Die Pflanzenorgane als vollständige Verbundbauwerke.

Im vorigen Kapitel haben wir gesehen, daß die Verbundbaulehre uns eine tiefere und zuverlässigere Einsicht in die inneren Leistungsverhältnisse der pflanzlichen Bauwerke gestattet, als die in der Botanik eingebürgerte Konzeption.

Jetzt wollen wir zeigen, daß die Pflanzenorgane als vortreffliche Verbundbauwerke gedeutet werden können, und bei dieser Angelegenheit werden wir manche Besonderheiten in den mechanischen Eigenschaften der pflanzlichen Gewebe und manche Konstruktionscharaktere des Pflanzenkörpers als baumechanische Anpassungszüge kennenlernen.

a) Die Solidarität der Materialien.

Nun wollen wir die Bedingungen formulieren, denen die Grundmasse und deren Armierung entsprechen sollen, wenn ihre Zusammensetzung vom baumechanischen Gesichtspunkt aus rationell erscheinen soll.

---

1) Wie an anderer Stelle des Aufsatzes hervorgehoben wird, sind die Eigenschaften der „Füllungs"gewebe bei den Pflanzen derart, daß diese Gewebe nicht eher reißen, als das mit der „Armierung" stattgefunden hat, und daß die +-Dehnungen (und wohl auch die —-Dehnungen) bei den schwächeren Geweben, solange ihre Größe die größtmöglichen Dehnungen der Bewehrungsgewebe nicht überschreitet, fast ganz elastisch sind.

Die Armierung soll nicht nur den festeren und tragfähigeren, sondern auch den steiferen Konstruktionsteil darstellen, d. h. das Material der Armierung soll die höhere Tragfähigkeit und Festigkeit sowie auch die höheren E-Werte aufweisen, als das Material der zu armierenden Grundmasse.

Die Grundmasse soll, um die besseren Eigenschaften des Armierungsmaterials auszunutzen, eine elastische und eine gesamte Längsdeformation entwickeln können, die nicht kleiner ist als bei den Armierungssträngen.

Das wollen wir klar machen an Hand eines Beispiels, bei dessen Betrachtung wir nahe an einen Vergleich zwischen dem technischen und dem pflanzlichen Verbundbauwesen herankommen.

Es sei ein Teil einer Eisenbetonkonstruktion gegeben, der Zugspannungen unterworfen werden soll. Bei der Inanspruchnahme, die eine Vergrößerung der Anfangslänge 1 m um 0,1 mm hervorruft, reißt Beton, weil dieser höhere Verlängerungen zu entwickeln unfähig ist. Wie steht es in diesem Moment mit den Eiseneinlagen? Bei ε gleich 0,01% erleiden diese eine Zugspannung, die (nach der Formel $\sigma = E \cdot \varepsilon$[1]) berechnet) gleich 210 kg/qcm ist. Das macht nur einen kleinen Teil von der Zugfestigkeit und sogar von der Tragfähigkeit von Eisen aus, während man dem für sich allein arbeitenden Eisen viel höhere zulässige Zugspannung anvertraut. Daraus geht hervor, daß in den Eisenbetonbauten die Tragfähigkeit und die Zugfestigkeit des Eisens durchaus nicht in vollem Maße ausgenutzt werden kann, und daß dessen Ausnutzung hier nicht ideell erscheint; die ergiebigeren Armierungen sind unwirtschaftlich[2]).

Als etwaiger Notbehelf wird in den Fällen, wo die Rißbildung im Beton geduldet werden kann, die zulässige Zugspannung für Eisen etwas erhöht.

Es steht ganz anders mit den pflanzlichen Verbundbauten. Wenn wir die Gewebe der Pflanzen betrachten, die der Füllmasse (dem Beton) der technischen Verbundbauten entsprechen, so haben wir hervorzuheben, daß

1. die Dehnbarkeit (ε_{max}) bei diesen Geweben viel größer ist als bei den Armierungsgeweben: in den zahlreichen Zugprüfungen, die an aus dem Pflanzenkörper ausgeschnittenen Probestücken angestellt wurden, haben wir (41) immer beobachtet, daß die

---

1) Unsere Formel . . . (3), s. oben. E für Eisen 2 100 000 kg/qcm angenommen.

2) In den auf Druck beanspruchten Konstruktionen bzw. Konstruktionsteilen steht es mit der Ausnutzung des Eisens etwas besser.

„Füll“gewebe erst dann in Zerstörung gerieten, wenn die festeren Gewebe („Bast“stränge usw.) zerrissen wurden. — Die speziellen Untersuchungen, die früher von anderen Autoren (s. **40**) und neuerdings von mir angestellt wurden[1]), ergeben für die Dehnungen ε_{max} der in Frage kommenden Gewebe Zahlen, die etwa 5—20mal so hoch sind wie für die „speziell mechanischen“ Gewebe.

2. Von großer Wichtigkeit ist auch der Umstand, daß die Dehnungen bei den schwächeren Geweben, solange ihre Größe die maximalen Dehnungen der festeren Gewebe nicht überschreitet, fast ganz elastisch sind.

Es sei noch eine Besonderheit in den mechanischen Eigenschaften der Pflanzengewebe hervorgehoben, die hier von Wichtigkeit ist.

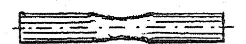


Abb. 8. Örtliche Einschnürung, die bei den der Zugwirkung unterworfenen Flußeisenstäben u. a. eintritt, und zwar etwa in dem Moment beginnt, wo die Belastung des Stabes den Größtwert erreicht (nach BACH u. BAUMANN, **62**, S. 12)

Bekanntlich beginnt der eiserne Stab, nachdem die der Höchstlast (Pmax) entsprechende Verlängerung eingetreten ist, „an einer Stelle sich einzuschnüren, also hier seinen Querschnitt stärker zu vermindern“ (Abb. 8; **62**, S. 12).

Die Möglichkeit dieser Einschnürung bzw. des Zusammenquetschens (bei der Druckbelastung) tritt ein, wenn die Fließ- bzw. Quetschgrenze erreicht worden ist. Daraus ergibt sich die folgende Sachlage: „besondere Wichtigkeit für die Eisenbetonbauten haben beim Eisen die Streck- und die Quetschgrenze, da bei Überschreitung dieser das Eisen an Querschnittsstärke einbüßt und somit aus dem umgebenden Beton herausgerissen wird, bzw. durch Querschnittsverstärkung den umgebenden Beton abdrückt und zum Abspringen bringt. In beiden Fällen hat also die Überschreitung dieser Grenzen eine Zerstörung des Verbundes zur Folge. Auf die genügende Sicherheit jener Grenzen ist somit besonders zu achten“ (**55**, S. 59).

Eine analoge Gefahr fehlt den pflanzlichen Verbundbauten, denn die gesamten pflanzlichen Gewebe weisen (in den Zug-

1) Es sei als Beispiel angeführt, daß Parenchymprobestücke aus den Stengeln von *Nicotiana virginiana* ε_{max} über 40% zeigten.

prüfungen) überhaupt keine merkliche Verminderung der Querschnittsabmessungen auf, geschweige denn lokale Einschnürungen.

Da es auch bei der Biegung auf Zug- und Druckerscheinungen ankommt, so können wir, das oben Gesagte summierend, sagen: die von den Männern der Technik geschaffene Theorie der Verbundbauten verleiht den Botanikern die Möglichkeit, tiefer in die inneren baustatischen Verhältnisse des Pflanzenkörpers einzudringen; was den Verbundbau selbst anbetrifft, so wird die Solidarität der Verbundmaterialien in den pflanzlichen Verbundbauten viel vollständiger verwirklicht als in der Technik.

b) Verwirklichung der monolithischen Wirkungsweise.

Haftfestigkeit. Bisher nahmen wir stillschweigend an, daß die Verbundbauten, wenn auch aus einigen verschiedenartigen Materialien (z. B. aus Beton und Eisen) hergestellt, sich in bezug auf die deformierenden Kräfte als ein einheitliches Ganzes, als ein monolithisches Bauwerk verhalten.

Wodurch kann aber dieses Zusammenarbeiten ermöglicht oder verursacht werden? Der Antwort der Technik gemäß kommt es hier an auf „die Größe von Haftfestigkeit, Haftfähigkeit oder Gleitwiderstand, oder wie man den Widerstand gegen eine Trennung des Betons von Eisen sonst noch nennen mag“[1]) (**50**, S. 119).

1. Die Haftfähigkeit ist von der Beschaffenheit der Oberfläche abhängig. Eine bloße Verrostung verursacht eine Vergrößerung der Haftfähigkeit. Sie wird beträchtlich größer durch Unebenheiten der Eisenoberfläche, welche eine Bewegung des Eisens verhindert[2]).

2. Das Zusammenwirken zwischen Beton und Eisen wird auch durch eine andere mechanische Verbindung verbessert, das ist, durch eine Verankerung mit dem Druckgurt. Die Verankerung ist ebenso, wie dies bei den Eiseneinlagen mit nicht ebener Oberfläche der Fall ist, einer Bewegung des Eisens hinderlich (**50**, S. 107).

3. „Die Erhöhung des Widerstandes gegen Längsverschiebung kann erreicht werden durch Verteilung des vorgesehenen Eisenquerschnitts auf möglichst viele Einzelquerschnitte, weil hierdurch die haftende Oberfläche vergrößert wird“ (**55**, S. 12).

---

1) Siehe Näheres: **55**, S. 73; **50**, S. 118—119.

2) Die Versuche „bei Verwendung der mit Papier umwickelten Eiseneinlagen“ zeigten, daß „bei nicht voller Berührung zwischen Eisen und Beton nur eine Schwächung des Betonquerschnittes erzielt wird“ (**50**, S. 109).

4. Ferner wirkt . . . auch eine Einklemmung des Eisens durch den Beton, d. h. die einen derartigen Zustand bedingende Umschnürung des Betons, günstig auf die Haftfestigkeit ein (**55**, S. 74).

Es kommt auch auf Haken an (**50**, S. 103; **55**, S. 77).

5. Es seien noch die speziellen Typen der Bewehrungseisen erwähnt, die „ein festeres Einbinden in den umgebenden Beton sichern, also auf eine größere «Verbundwirkung» hinarbeiten" (**55**, S. 60); es sei beispielsweise „das Streckmetall" (Abb. 9) genannt, und zwar „wegen des zusammenhängenden Netzes, das es für den Aufbau der Verbundkonstruktionen wertvoll erscheinen läßt".

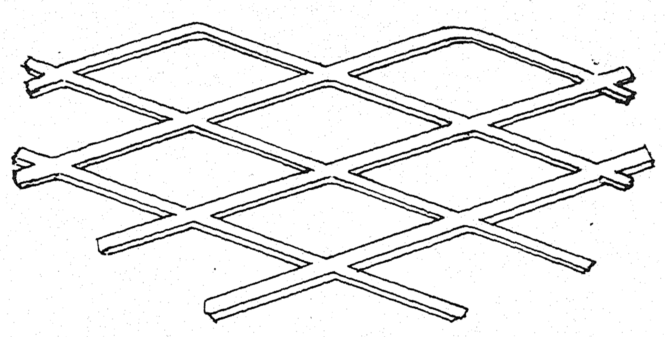


Abb. 9. „Das Streckmetall": „wird aus einer Flußeisenplatte durch Einschneiden von Schlitzen und nachträgliches Strecken hergestellt. Hierbei bildet sich ein rautenförmiges, in sich fest zusammenhängendes Gitterwerk, dessen Stege beim Strecken zum Teil aufgebogen werden und somit ein sehr gutes Haften im Beton bedingen" (nach FOERSTER, **55**, S. 62, Abb. 14).

Den genannten konstruktiven Bedingungen leisten die pflanzlichen Verbundbauwerke in hohem Grade Genüge, und es leuchtet ohne weiteres ein, daß das Gleiten der Armierungs-Stränge, -Ringe und -Häute[1]) schon dadurch verhindert wird, daß 1. diese mit den übrigen Gewebemassen verwachsen sind, und 2. die Bewehrungskonstruktionselemente Verwachsungen miteinander aufweisen, wodurch namentlich in den Knoten eine „Verankerung" verwirklicht wird.

3. Ferner wird das Prinzip der „Verwendung mehrerer schwächerer Eisen" (**50**, S. 107) in den pflanzlichen Bauten weit und breit verwirklicht: es sei z. B. an die Konstruktionsbilder der Monokotylen erinnert.

4. Auch „eine Einklemmung des Eisens durch den Beton,

---

1) Wir meinen die Epidermen und die etwaigen subepidermalen (bzw. andersartigen peripherischen) Gewebe.

d. h. die einen derartigen Zustand bedingende Umschnürung des Betons" (**55**, S. 73—74), findet wohl ihr pflanzenbauliches Analogon in den festen peripherischen Bewehrungsschichten, die entweder aus der Epidermis oder aus dieser und den damit verwachsenen dickwandigen Strängen (bzw. Schichten) bestehen.

5. Es sei schließlich hervorgehoben, daß die pflanzliche Bewehrung so gut wie immer netzartig ist; prächtige Muster davon geben uns die Gerippe der Baumfarnstämme, wo treffliche dreidimensionale Netze vorkommen (s. Abb. 17).

Wir wollen nicht verschweigen, daß in manchen — wohl außerordentlich seltenen — Fällen Zellen bzw. Gewebestränge vorhanden sind, die in keinem bzw. in einem ganz losen mechanischen Verbande mit der übrigen Gewebemasse des Organs stehen, wo also stellenweise Haftfestigkeit fehlt.

Zellen. Ich denke an den von DE BARY beschriebenen (**4**) und später von DETLEFSEN hervorgehobenen (**13**) bei bestimmten Aroideen vorkommenden Fall; es handelt sich hier um „Haare", die „mit Sklerenchymfasern vollkommene Ähnlichkeit haben" und sich „in den Lücken und Gängen des lamellösen Parenchyms" befinden; in den Fällen, wo diese Haare nicht einzeln, sondern „zu mehreren . . . in einer Lücke" auf dem Querschnitt erscheinen, findet man sie „immer, ohne sich zu berühren, nebeneinander" (**4**, S. 233).

Stränge. In der Blattstielhöhle der großen grundständigen Blätter des ersten Jahres von *Heracleum pubescens* MB. fand TALIJEW (im Sommer 1923) ganz isolierte Fibrovasalstränge, welche viel (mindestens zweimal) größere Länge haben als der Blattstiel selbst. Der Grad der Erscheinung war sehr mannigfaltig, „von der vollen Abwesenheit bis zu dicken Strängen aus zahlreichen sich schlängelnden Gefäßbündeln" (**75**, S. 322). SCHWARZ spricht über „die Wellung der Gefäßbündel bei *Heracleum*[1]) (**73**).

c) Schub- und Scherefestigkeit der Verbundbauten.

„Der Fall der reinen Biegungsbeanspruchung kommt für uns so gut wie garnicht in Betracht; wir haben mit dem allgemeineren Fall zu tun, wo die äußeren Kräfte neben einem Biegungsmomente noch eine scherende Kraft liefern. Nebst den Normal- (Zug- und

---

1) Diese Erscheinung fiel mir bei den Blattstielen von *Heracleum sphondylium* auf, als ich die Kollenchymstränge und Bündelbelege für Zugprüfungen präparierte (**59**; **67**, S. 17—27, **30**); ich habe aber darüber nicht berichtet.

Druck-)spannungen entstehen Schub- oder Scherspannungen, die also in jedem Punkte im inneren in der Richtung der Stabachse und lotrecht dazu in gleicher Größe auftreten. Zur Unterscheidung der jeweils gemeinten Richtung werden bisweilen die in der Richtung der Stabachse wirkenden als Schubspannungen und die dazu senkrechten als Scherspannungen bezeichnet." Öfters werden die Scherspannungen nicht durch diese besondere Bezeichnung von den Schubspannungen unterschieden.

Das Vorhandensein der fraglichen Beanspruchung wird bei SCHWENDENER an Hand von einem Paar anschaulicher Bilder besprochen (**3**, S. 30—31).

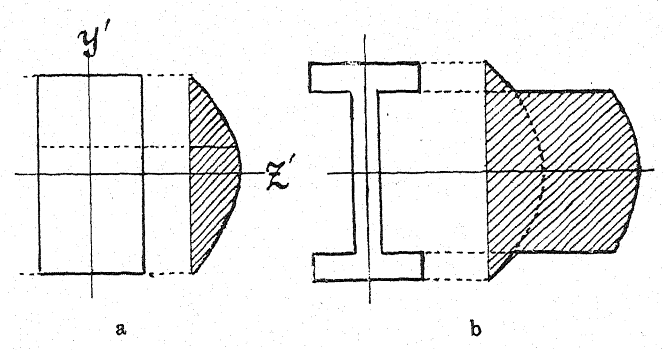


Abb. 10. a) Schub- (und Scher-)spannungsverhältnisse für einen Träger mit rechteckigem Querschnitt; rechts Schubspannungsdiagramm. b) Schubspannungsdiagramm für den Fall des I-Querschnitts.

Indem wir auf die spezielle Literatur (**57**, S. 111, 106—113; **71**, S. 115, 113—119 u. a.) verweisen, wollen wir hier nur ein paar Schaubilder anführen (Abb. 10): hier sieht man, daß für einen homogenen Träger die Kurve, die die Verteilung der Schubspannungen für einen — und zwar rechteckigen — Querschnitt darstellt, eine Parabel bildet. Die fragliche Kurve für einen I-Querschnitt besteht aus zwei Abschnitten einer Parabel, zwei Geraden und einem Abschnitt der anderen Parabel.

„Die Schubspannungen vereinigen sich in Wirklichkeit mit den Längsspannungen zu Hauptspannungen."

Die Linien, die „überall in die Richtungen der Hauptspannungen fallen, werden als Spannungstrajektorien bezeichnet".

„Eine ungefähre Vorstellung über den Verlauf der Spannungstrajektorien[1]) gewinnt man bereits aus der Überlegung, daß durch

1) S. **1**; **3**, Fig. 3 (S. 32); **57**, Abb. 31 (S. 114).

jeden Punkt der Ansichtszeichnung des Balkens zwei gehen müssen, die rechtwinklig zueinander stehen, daß ferner diese Scharen die Stabachse unter Winkeln von 45° schneiden, weil an diesen Stellen der Fall der reinen Schubbeanspruchung vorliegt, und daß an der oberen und unteren Begrenzungslinie die eine Schar rechtwinklig zur Kante steht, während die Kante selbst auch eine zur andern Schar gehörige Spannungstrajektorie ist."

„Für den Anatomen ist die Lehre von den Spannungstrajektorien von Wichtigkeit, weil sich gezeigt hat, daß bei den Knochen der Menschen und Tiere, die dauernd in der gleichen Art belastet sind, die Anordnung der Zellen, aus denen sich die Knochen aufbauen, dem Laufe der Spannungstrajektorien folgt. Praktische Anwendungen dieser Lehre in der Technik sind zwar selten; indessen ist in neuerer Zeit eine aufgekommen, die hier Erwähnung verdient. Man verlangt nämlich von den Eisenbetonbalken öfters, daß die Eisenarmierung so angeordnet werde, daß sie ungefähr wenigstens dem Laufe einer Spannungstrajektorie folge" (57, S. 115).[1])

d) Die ausgeführten Verbundkonstruktionen in der Technik und im Pflanzenreich.

Vergleich zwischen der Technik und dem Pflanzenreich.

Mögen die Eigenschaften der Materialien, die Dimensionen der Ausführungen und teilweise auch die baumechanischen Aufgaben bei den technischen Bauten einerseits und bei den Pflanzenorganen andererseits noch so verschiedenartig sein, so hat man doch hier und dort mit demselben obersten Prinzip zu tun, und zwar mit der Verwirklichung eines in monolithischer Weise arbeitenden (Widerstand leistenden) Verbundbauwerks; demzufolge ist eine bedeutende Ähnlichkeit zwischen den pflanzlichen und den technischen Verbundkonstruktionen nicht zu verkennen.

1. Hier und dort haben wir mit einer schwächeren, umfangreichen Grundmasse zu tun (Beton — weichere Gewebe), die durch die mehr oder weniger zerkleinerte, d. i. in die Stränge verteilte Bewehrung aus dem steiferen und festeren Material (Eisen-Stereom) armiert wird.

2. Es gibt oberflächlich gelegene, umarmende Bewehrungsteile, die zur „Haftfestigkeit" und auch sonst zur monolithischen

---

[1]) Gesperrt von uns.

Wirkungsweise des Bauwerks beitragen (Bügel, Spiralen, — Epidermis und etwaige andere peripherische Festigungsgewebe)[1]).

Bei den Säulen spielen die Bügel (Abb. 11) auch eine Rolle in dem Sinne, daß sie „vornehmlich eine Querdehnung der Querschnitte verhindern und damit mittelbar die Längsverdrückung

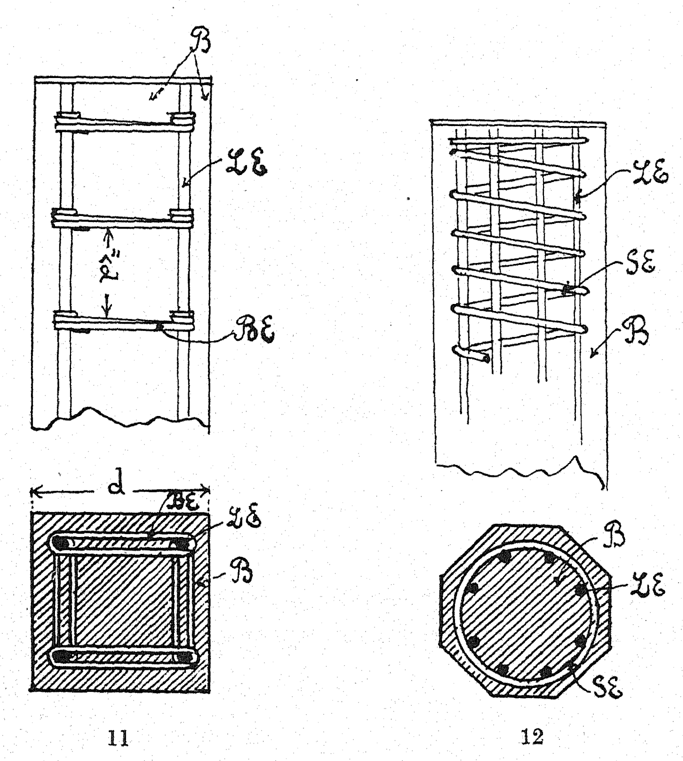


Abb. 11. Konstruktionsschema einer mit Bügeln versehenen Eisenbetonsäule (nach FOERSTER, 55, S. 87, Abb. 33). B = Beton, BE = Bügeleisen, LE = Längseisen.

Abb. 12. Konstruktionsschema einer umschnürten Eisenbetonsäule (nach FOERSTER, 55, S. 87, Abb. 34). B = Beton, SE = Spirale aus Eisen, LE = Längseisen.

der Stütze ebenfalls beschränken und ihre Tragfähigkeit somit vergrößern" (55, S. 89). Man stellt auch Verbundsäulen mit Spiralbewehrung (Abb. 12) her, deren Wirkung „die sehr eng

1) Diesen elastischen Mantel bei Pflanzen kann man wohl als Grenzfall der subperipherischen Bewehrungsspirale bzw. der Bügelsysteme (der technischen Verbundbauten) betrachten, und zwar in dem Sonderfall, daß die Entfernung zwischen den Spiralwindungen bzw. zwischen den Bügeln gleich O wird.

aneinander liegender Bügel ist“ (55, S. 94), und besonders wertvoll ist die Einwirkung der Spirale, wenn sie eng aufeinanderfolgende Windungen enthält (55, S. 95).

Wer eine auch dem Laien ins Auge springende Ähnlichkeit demonstrieren will, der mag die in der Abbildung dargestellten Querschnitte von *Trichophorum germanicum* einerseits und des Fabrikschornsteins in Elisabethport andererseits vergleichen (Abb. 13): hier wie dort sieht man die Grundmasse (Beton bzw. die weicheren

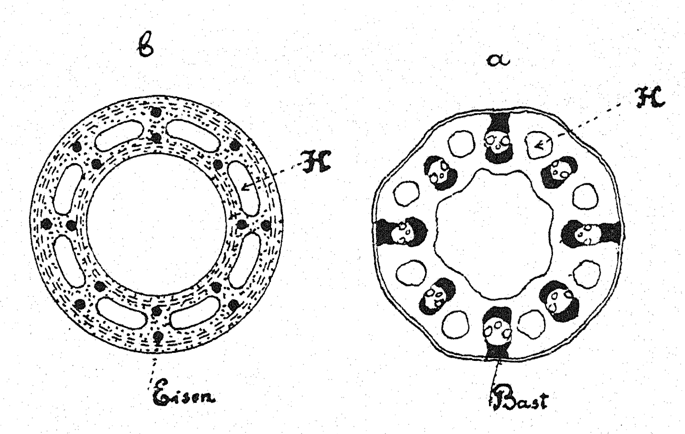


Abb. 13. a) Schema des Querschnittes durch den Stengel von *Trichophorum germanicum* (× 30) (nach HABERLANDT, 12, 6. Aufl., S. 159, Fig. 56 A). b) Schema des Querschnittes durch einen Fabrikschornstein im Elysabethport (: 90) (aus einem Handbuch des Eisenbetonbaues). Den Baststrängen entsprechen die Eisenstränge; den weicheren Geweben entspricht die Betonmasse; H = Höhlen.

Gewebe), die durch die paarweise eingelegten Bewehrungs- (Eisen- bzw. Bast-)stränge armiert ist; die in den beiden Fällen vorhandenen, längsverlaufenden Hohlräume, und zwar ein großer zentraler Kanal, sowie mehrere periphergelegene kleinere ergänzen die Ähnlichkeit der beiden Konstruktionen. Der Umschnürung des Schornsteins entspricht die Epidermis des Stengels.

Man wolle auch die zwei Skizzen in Abb. 14 vergleichen. Die obere Abbildung stellt, und zwar in Verkleinerung : 40, das Querschnittsschema einer kleinen Eisenbahnbrücke (Wladikawkas) dar, wo man die Betongrundmasse sieht, in welche die eisernen I-Träger eingeschlossen sind; die untere Zeichnung bildet einen Teil des Querschnitts aus dem Blatte (× 12) von *Phormium tenax*, wo man die SCHWENDENERschen I-Träger aus Bast sieht.

Die Ähnlichkeit der Konstruktionen ist jedoch in diesem Falle nicht so weitgehend, wie man aus der bloßen Vergleichung der Abbildungen zu ersehen meint; denn der ganze Querschnitt des Blattes bei dem „neuseeländischen Flachs" stellt eine \/-Figur dar, so daß die neutrale Schicht des gesamten Blattes mit den Mittelschichten der „I-Träger" in der Regel nicht zusammenfällt[1]).

Es sind auch konstruktive Unterschiede zwischen dem Pflanzenreich und der Technik in betreff auf die Punkte 1. und 2. zu verzeichnen; da der Beton einen Mangel an Solidarität mit dem

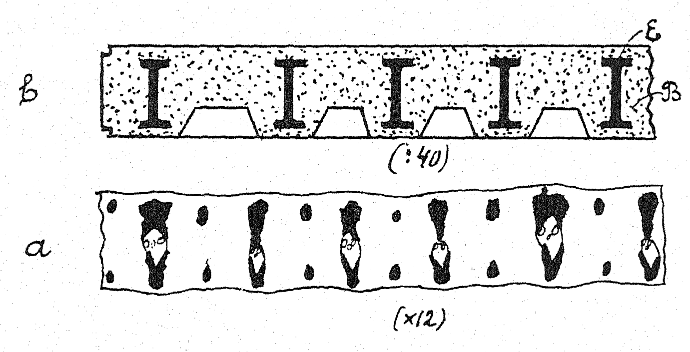


Abb. 14. a) Teil eines Querschnittes durch das Blatt von *Phormium tenax* (×12) (41, S. 465, Fig. 25). b) Schema der Konstruktion einer kleinen Eisenbetonbrücke, auf dem Querschnitt dargestellt (:40). B = Beton, E = Eisen.

Eisen zeigt, in dem Sinne, daß er nur sehr kleine Deformationen, namentlich bei Zugbeanspruchung vertragen kann, so erscheint die reichere Bewehrung unwirtschaftlich; bei den Pflanzenorganen dagegen, wo die Solidarität so gut wie vollständig ist und dazu die Herstellungs- und Montagefragen fehlen, sieht man in der Regel eine reiche und fein verteilte Bewehrung, an die in der Technik nicht zu denken ist. Man mustere alle 26 SCHWENDENERschen Systeme von diesem Gesichtspunkte aus durch oder die Bilder der Palmenstammquerschnitte bei SCHOUTE in seinem Werk über das Dickenwachstum bei Palmen[2]) (vgl. auch unsere Abb. 16).

---

1) Die Fälle, wo „I-Träger" zweiter Ordnung in Verbundbauten vorhanden sind und als solche fungieren, sind in der Technik etwa so selten zu treffen wie im Pflanzenreich.

2) Das Buch wurde mir seinerzeit gütigst von Herrn Dr. SCHOUTE eingesandt, ist mir aber leider verlorengegangen, so daß ich nicht genau zitieren kann.

Ferner „verfolgen" die Eiseneinlagen in erster Linie, „der mangelnden Zugfestigkeit des Betons Rechnung tragend, die Aufgabe, Zugkräfte aufzunehmen"; „sie liegen deshalb in erster Linie in der Zugzone" (55, S. 84), wenn es sich um die Verbundträger handelt. Da die pflanzlichen Träger gewöhnlich nach verschiedenen Richtungen hin- und hergebogen werden und öfters dazu auch als Säulen fungieren, so ersehen wir in der Regel mehr oder weniger gleichmäßig an verschiedenen Seiten bewehrte Pflanzenorgane, namentlich Sprosse.

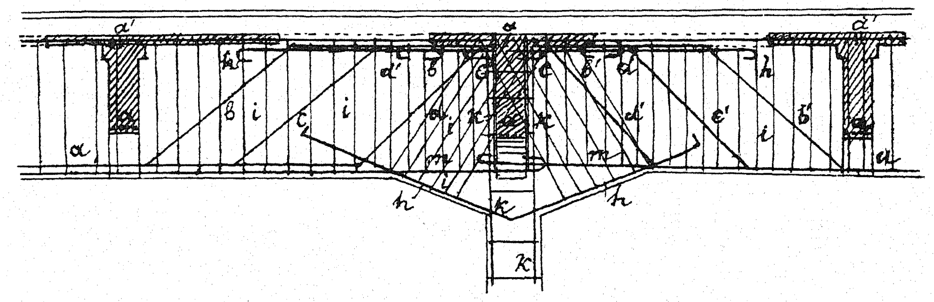


Abb. 15. Teil einer mit Säulen verbundenen Eisenbetondeckenkonstruktion, schematisch dargestellt (nach FOERSTER, 55, S. 84,[1] Abb. 32). a = die horizontalen Eisen zur Aufnahme der Normal- (namentlich Zug-)spannungen; als Zugeisen fungiert auch „der mittlere Teil von a', die oberen Teile von b, c, d, d', c', b' usw."; in erster Linie werden „die Aufbiegungen" (b, c, d, d', c', b') zur Aufnahme „der schiefen Hauptzugspannungen" „herangezogen". Teils der Verstärkung der Druckzone wegen, noch mehr „um die Möglichkeit guter Verankerung zwischen Druck- und Zuggurt zu gewähren", werden die Längseisen in die Druckzone eingeführt, wozu die Eisen aus der Zugzone in die Druckzone abgebogen werden; i = Bügel, denen „die wichtige Aufgabe zufällt, eine feste Verbindung zwischen dem Obergurt und Untergurt... zu bilden"; m = „lang durchgehende Temperatureisen", „die einem Ausbilden von Rissen unter hohen Temperaturen zu wehren haben"; h = die Eisen „zum sicheren Anschlusse und zu organischer Einfügung der Schrägen... an Stützen".

3. Die Bewehrungselemente sind miteinander möglichst zu verbinden, und zwar durch senkrecht oder schief zur Längsachse gerichtete Abbiegungen oder Verbindungen. Dadurch wird der Forderung der einheitlichen Wirkungsweise der Bewehrung Genüge geleistet.

4. Ein Teil der Bewehrung soll auch den Schubspannungen Genüge leisten; namentlich an den damit gefährdeten Strecken des Trägers sind die unter dem Winkel von 45° zur Längsachse geneigten Stränge am Platze.

5. „Endlich finden neben dem rein statischen Eisen noch solche Anwendung, die einem gleichmäßigen Verteilen der Kräfte auf eine Anzahl der Einlagestäbe dienen, in der Regel senkrecht zu ihnen und nach dem Innern des Bauteils zu liegen"[1]) (55, S. 86).

Ein zusammengesetztes, dreidimensionales Netzwerk, dessen Elemente teilweise längs, teilweise schief verlaufen, würde am besten den Bedingungen 3.—5. (sowie 1.—2.) entsprechen, und es ist ohne weiteres ersichtlich, daß dies eher bei den Pflanzenorganen, als bei den technischen Verbundwerken vollständig verwirklicht werden kann, denn bei den letzteren stehen schon die Schwierigkeiten der Herstellung, Montage, Einbetonierung im Wege, sowie die schon oben hervorgehobene Unwirtschaftlichkeit der reichen Bewehrung.

Wie in der Technik die Forderungen 3.—5. erfüllt werden, kann man aus dem in Abb. 15 gegebenen Beispiel ersehen. Was die Pflanzen anbelangt, so glauben wir, daß z. B. das in Abb. 16 dargestellte Muster der pflanzlichen Konstruktion wohl auch dem Skeptiker unser gesamtes Bauschema überzeugend veranschaulichen dürfte.

Zerschneidet man der Länge nach mit einem scharfen Instrument den Stamm einer Palme[2]), und versucht man vorsichtig die bloßgelegten Stränge zu entfernen, so wird man durch Gesichts- und Tastempfindungen lebhaft an eine Eisenbetonkonstruktion erinnert; es gibt keine I-Träger, sondern nur zahlreiche feste Stränge, die in der weicheren Grundmasse zerstreut und mit dieser ziemlich fest verwachsen sind[3]) (Abb. 16). Man weiß schon seit langem — aus älteren Arbeiten — über den Längsverlauf und über das Anschließen von Strängen (von speziellen Stammbündeln und von Blattspuren) Bescheid; wir wollen unsererseits auf die baumechanische Seite der fraglichen Verhältnisse hinweisen, und diese dürften ganz unzweideutig erscheinen für den, der selber einen Palmenstamm zerschneidet und betrachtet, namentlich an dem basalen Teil desselben. Das gesamte System der Stränge erscheint uns darin als ein zusammenhängendes, räumliches Netz mit einer Konfiguration, welche für einen

---

1) Sie werden zugleich für Montagezwecke herangezogen.

2) Dank der großen Dimensionen und der massiven (nicht hohlen!) Struktur springen hier die fraglichen Verhältnisse besonders deutlich ins Auge.

3) Für die Herstellung dieser Photographie sowie der Abb. 17 und 18 bin ich Herrn HERMANN NESSEL zu großem Dank verpflichtet.

vollständigen mechanischen Zusammenhang zwischen den Strängen[1]) und der Grundmasse und für die Widerstandsleistung gegen Schubkräfte gleich gut geeignet erscheint.

Der möglichst ebenflächig ausgeführte Radiallängsschnitt zeigt uns, daß die Stränge sowohl in der Ebene des radialen Längsschnittes, als auch in der dritten Richtung des Raumes eingekrümmt[2]) verlaufen, und daß die Winkel der Stränge in bezug auf die Längsrichtung des Stammes öfters nahezu 45⁰ betragen.

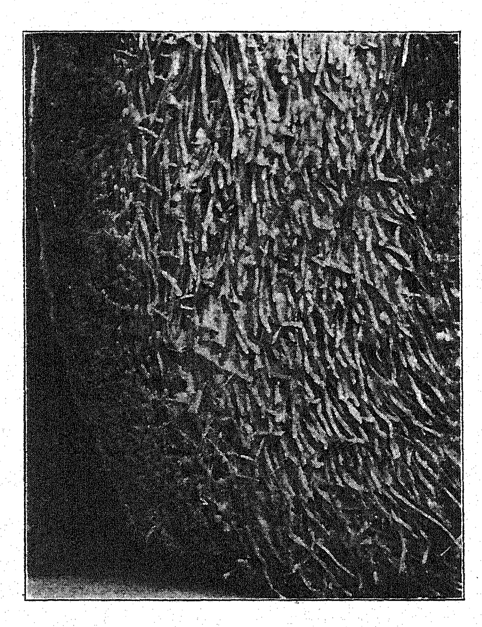


Abb. 16. Teil einer dünnen durch zwei Radiallängsschnitte aus der Basis eines (ca. 1,5 m hohen) Stammes von *Trachycarpus exelsus* ausgeschnittenen Platte. Präparat hergestellt aus einer lebenden Pflanze; Parenchym teilweise entfernt, ohne Störung der natürlichen Lage der Fibrovasalstränge. Originalphotographie, etwas verkleinert.

Vergleich zwischen verschiedenartigen pflanzlichen Konstruktionen.

Am ausgeprägtesten tritt die Analogie zwischen der Konstruktion der technischen Verbundbauten und der der pflanzlichen Bauwerke zutage, wenn man die Monokotyledonen betrachtet; hat man sich

---

1) Uns interessieren hier die „Bast"belege der Bündel und die (peripherischen) „Bast"stränge.

2) Man sieht viele durch den radialen Schnitt zerschnittene Stränge (Abb. 16).

unsere theoretischen und konstruktiven Erwägungen angeeignet, so erscheinen alle 26 SCHWENDENERschen „mechanischen Systeme“ als verschiedene Bauweisen, bei denen man keine „I-Träger“ ersehen kann und keine zu suchen braucht, und die leicht und einsinnig zu deuten sind. In jedem Falle haben wir es mit einer Grundmasse zu tun, die durch ein inneres, dreidimensionales Armierungsnetz bewehrt ist und durch die äußere Armierungshaut (Epidermis bzw. Epidermis mit damit verwachsenen Bastschichten bzw. -strängen) noch umwickelt ist. An den Querschnitten sehen wir — im Lichte unserer Erwägungen — nichts anderes, als trefflich verteilte „Bewehrungs“stränge und Platten, die — im Zusammenhang mit der Umwicklung — vorzüglich den monolithischen Zusammenhang mit der „Grundmasse“ für die gemeinsam zu leistende Widerstandsarbeit verwirklichen. — Die Längsschnitte bringen klar die Netznatur der Bewehrung zutage, und bei den mit Knoten versehenen Stengeln und Zweigen sehen wir dabei noch solide Querverbindungen.

Es liegt auf der Hand, daß die Monokotyledonen, die einen sekundären Dickenzuwachs aufweisen, auch in sekundärem Zustand keine wesentlichen Unterschiede in baumechanischer Hinsicht von den „typischen“ Monokotyledonen zeigen.

Was nun die Dikotyledonen und Gymnospermen anbetrifft, so sind sie in ihrem primären Bau leicht von unserem Gesichtspunkt aus in ihrer Konstruktion zu deuten; was den sekundären Bau anbelangt, so scheinen auf den ersten Blick hin die Verhältnisse hier ganz anders zu liegen. Wir haben es hier, wie es scheint, mit Bauten zu tun, die äußerlich den Eisenbetonbauten ziemlich fernstehen; rechnet doch der Ingenieur mit hölzernen Stücken, z. B. Balken, wie mit homogenen Objekten.

Es sei aber bemerkt, daß gewisse Verschiedenartigkeiten der Konstruktionselemente bei den von uns betrachteten pflanzlichen Verbundbauten schon makroskopisch zu sehen sind, wie z. B. Spät- und Frühholz, Rot- und Weißholz, die u. U. auch von den Technikern unterschieden werden.

Es braucht aber kaum hervorgehoben zu werden, daß bei mikroskopischer Betrachtung sofort eine Verbundbaunatur zutage tritt, wo die schwächeren Gewebe (wie dünnwandigeres Parenchym, Siebröhren etc.) sozusagen diffus zwischen den festeren (wie Libriform, Bastfasern u. a.) verteilt und innigst mit diesen verwachsen sind.

Das Vorhandensein des Kambiums (bzw. der Kambien) und des Jungzuwachses ergibt für die monolithische Arbeit des gesamten Organes gewisse Schwierigkeiten; die Art und Weise, wie die Seiten-

zweige an die sie tragenden Achsen niederer Ordnung anschließen, soll u. a. das Abschieben längs der zarteren Gewebeschichten wirksam verhindern.

Zieht man alle Verschiedenartigkeiten der mechanischen Eigenschaften der Zellwände im Gewebeverbande eines Organs mit sekundärem Zuwachs in Betracht, Verschiedenartigkeiten, die

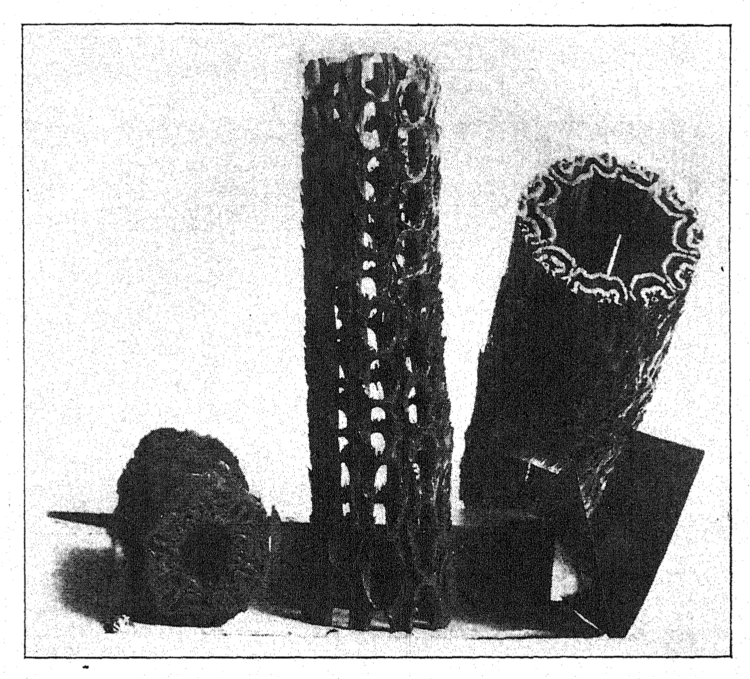


Abb. 17. Skelette von Baumfarnstämmen aus der WARBURGschen Kollektion des Berliner Botanischen Museums. Originalphotographie, etwas verkleinert.

im Zusammenhang teils mit der Funktion, teils auch mit dem Alter[1]) der Elemente stehen, so wird man solche Organe als außerordentlich feine und zusammengesetzte[2]) Verbundbaukonstruktionen anerkennen müssen.

Wir wollen noch einen Ausblick werfen auf Konstruktionen, die wohl als Vorstufen der vollständigen Verbundbauten betrachtet

1) Man vergleiche z. B. die aequifunktionalen Elemente des Kern- und des Splintholzes.

2) Es braucht nicht hervorgehoben zu werden, daß durchschnittlich bei den Koniferen die Verhältnisse etwas einfacher sind als bei den Dikotyledonen.

werden können, und zwar darum, weil ihnen — und zwar an späteren ontogenetischen Stadien — die Monolität in Quer- bzw. in Längsrichtung fehlt. Wir denken an die Cycadeen- und an die Baumfarnstämme. Diese weisen bekanntlich Erscheinungen auf, welche man als eigenartigen „baumechanischen Dickenzuwachs" bezeichnen könnte. Bei den Cycadeen handelt es sich um die Blattreste, die sich an der Peripherie mit derbem Kork bedecken und einen Panzer bilden, der u. a. nicht unwesentlich zur Widerstandsleistung des Stammes gegen mechanische Inanspruchnahme

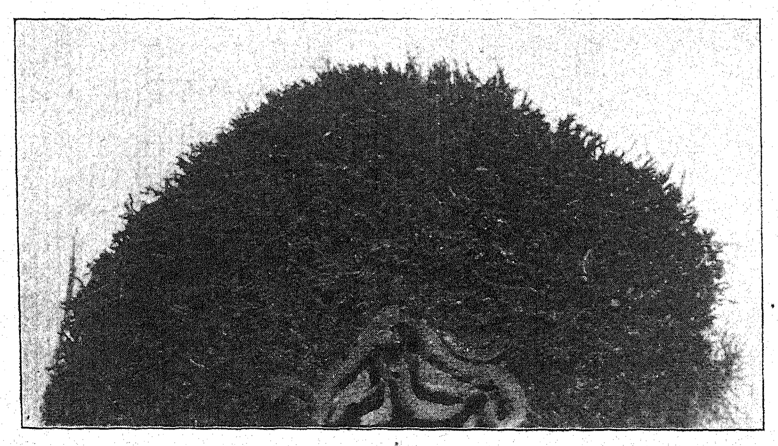


Abb. 18. Halbierter Querschnitt des Stammes eines Baumfarnes. Originalphotographie, etwas verkleinert.

beitragen dürfte. Die fraglichen Blattbasen können aber wohl nur Druckspannungen (beim Druck, Knickung, Biegung) aufnehmen wegen des Mangels einer festen Verbindung miteinander.

Bei den Baumfarnen handelt es sich um die zahlreichen, dünnen und festen, den Stamm bedeckenden Adventivwurzeln, die allmählich eine mächtige Geflechtmasse um den Stamm herum bilden (Abb. 18) und bedeutend die Widerstandsfähigkeit des Stammes erhöhen; das ist aber nur ein bloßes Geflecht und daher wird die Gesamtheit der fraglichen Luftwurzeln viel kleineren Widerstand (namentlich beim Druck bzw. an der Druckseite) leisten, als wenn diese durch eine etwaige Zwischenmasse miteinander und mit dem Stamm „monolithisch" verknüpft wären; es fehlt bei der Biegung und Knickung eine einheitliche Wirkung in bezug auf die gemeinsame Neutralschicht.

Anhang: Zur Geschichte des Verbundbaugedankens.

Es ist vielleicht nicht ohne Interesse, daß der Vater (und jedenfalls der faktische Begründer) des Verbundbaues MONIER seinem Berufe nach ein Gärtner war; dieser in der Festigkeitslehre unerfahrene Mann ahmte, wie es scheint, unwillkürlich die Konstruktion der armierten Pflanzenorgane nach; auch ohne spezielle anatomische Studien gemacht zu haben, hatte er natürlich öfters — als Gärtner — mit zerschnittenen bzw. zerbrochenen pflanzlichen Organen zu tun, und die Bilder der weicheren, mit mehr oder weniger netzartig zusammenhängenden, festeren Strängen armierten Grundmassen (etwa in Palmenblattscheiden?) konnten — glauben wir — MONIER einen bewußten oder unbewußten Anlaß zu seinen seit 1867 patentierten Eisenbetonprojekten gegeben haben.

Das ist zwar nur eine Hypothese, doch halte ich diese Vermutung für nicht unwahrscheinlich.

Erst später und allmählich treten auf dem Gebiete des Verbundbaues der Versuch und die Theorie[1]) hinzu, und nachdem Grundsätzliches in dieser Richtung geschehen ist, kann die im Dienste des Verbundbaues ausgearbeitete Theorie als die Basis für einen tieferen Einblick in die inneren baumechanischen Verhältnisse der Pflanzen ausgenutzt werden. Die vorliegende Arbeit möchte als ein Versuch solchen Einblicks betrachtet werden.

Wir wollen nicht verschweigen, daß man bei gutem Willen diesbezügliche Ahnungen schon bei SCHWENDENER, DETLEFSEN und bei SACHS finden kann. Wenn auch SCHWENDENER grundsätzlich annimmt, daß zur „Herstellung der erforderlichen Festigkeit außer den Bastzellen und den bastähnlichen Kollenchymzellen höchstens nur gewisse stärkere Elemente des Xylems in Betracht kommen können" (**3**, S. 1—2), macht er doch öfters den nicht-„mechanischen" Geweben sozusagen „größere Konzessionen"; da er aber mit der Theorie der Verbundbauten nicht vertraut war (aus dem einfachen Grunde, weil diese Theorie damals noch nicht existierte) und da er an seiner glänzenden und irrtümlichen Idee der Bast-„Träger" immerfort festhielt, sind seine Vorstellungen über die etwaigen mechanischen Nebendienste der nicht-„mechanischen" Elemente und über die inneren Verhältnisse der Pflanzenbauten nicht glücklich.

Was SACHS anbetrifft, so tangiert seine Analogieführung zwischen der Konstruktion des Blattes und des Regenschirms den Verbundbaugedanken (**11**, S. 59).

---

1) Hier sind zu nennen: die Arbeiten von KOENEN 1886—1887 (**16**, **18**), WAYSS (**18**), NEUMANN (1890), F. HENNEBIQUE, C. BACH u. a.

Es sei hier noch DETLEFSEN gedacht; zwar lag ihm ferner als jemandem die Konzeption der Pflanzenorgane als Verbundbauwerke; er erklärt das Skelett der Pflanzen (in erster Linie der Monokotyledonenkonstruktionen) als das ziemlich lose verkoppelte System von Strängen (**13**, S. 181—182); aus einigen seiner Erwägungen ist aber ersichtlich, daß er so manches über die in einem Verbundträger herrschenden Verhältnisse zu ahnen wußte (**13**, S. 180—181).

In der Zeit, wo der Verbundbau in allen Kulturstaaten einen glänzenden Aufschwung zeigte, sprang manchem die Analogie zwischen den Eisenbetonbauten und den Pflanzenkonstruktionen ins Auge.

In einem Aufsatz über „Blatt" (**42**) schreibt z. B. K. GIESENHAGEN u. a.: „Im langgestreckten Blatt der Monokotylen herrschen die parallel oder bogenartig nebeneinander hinlaufenden Nervenstränge vor, die durch Queranastomosen verbunden sind und so mit ihrem Festigungsgewebe einen Gitterrost bilden wie die Eiseneinlagen einer Eisenbetondecke" (**42**, S. 7).

Bei BACH und BAUMANN findet man eine derartige Erklärung für Figur: „Figur 927. Querschnitt durch Bambus. Die dunklen Fasern sind kieselsäurehaltig und weit fester als die helleren; Anordnung der Fasern entsprechend einer Bewehrung der bei der Biegung am stärksten beanspruchten Außenschicht (ähnlich wie beim Eisenbeton)" (**47**, S. 138).

In dem schönen, von dem Ehrenmitglied unserer Gesellschaft F. O. BOWER verfaßten Lehrbuch (**60**) befindet sich die folgende Äußerung:

"In late years metal straps have been used largely in concrete construction, reinforcing the concrete in which they are embedded. Ordinary herbaceous plants are constructed on the same principle. The sclerotic strands correspond to the metal straps, the surrounding parenchyma with its turgescent cells corresponds mechanically to the concrete. The office of the latter in either case is to keep the resistant straps in place, while the straps resist the tensions which would produce loss of form. In the reinforced concrete a high degree of (S. 159) rigidity is necessary, or the concrete would crack. But in the plantbody, with its elastic cells and tenacious fibres, a considerable change of form is allowable in yielding to the strain without permanent injury following. The herbaceous plant thus has a distinct superiority over any building of reinforced concrete, for the embedding medium is itself elastic. The conditions are

most nearly matched by the covers of certain motor tyres, where resistance must be coupled with elasticity, and fibre is embedded in the rubber" (**60**, S. 160).

Meine „Verbundbautheorie" der Pflanzenkonstruktion gelangte im wesentlichen schon im Jahre 1911 zur Reifung; in einem speziellen Kapitel über „die mechanischen Eigenschaften der nicht in die Zahl der speziell mechanischen einzureihenden Gewebe" (**40**, S. 389—397) habe ich schon die grundlegenden Sätze aus der Verbundbautheorie auf die Gewebe des Pflanzenkörpers angewandt.

Da GIESENHAGEN, BACH, BAUMANN und BOWER sich kaum auf meine Arbeit stützten, so ersehe ich hier ein Gedankenzusammentreffen, das wohl ein indirektes Zeugnis für die Richtigkeit meiner Konzeption ist.

V. Zusammenfassung und Schlußbetrachtungen.

Während Ingenieurbauten nicht nur ihren baumechanischen Aufgaben, sondern auch manchen anderen Anforderungen und Bedingungen entsprechen sollen, gilt das vielleicht in einem noch höheren Grade für die Pflanzen, deren jede ein Schauplatz von verwickelten chemisch-physikalischen Prozessen des Lebens darstellt.

Und doch nimmt das Skelett der Pflanzen — als diffuses Gerüst der gesamten Zellenhäute und als spezielles Gerüst von dickwandigen Zellen — so viel plastisches Material in Anspruch, daß man wohl kein allzu eifriger „Anpassungsjäger" zu sein braucht, um zu versuchen, eine gewisse baumechanische Rationalität in großen Zügen und in den Details der Pflanzenkonstruktion immer weiter zu ergründen.

Wenn ein moderner Physiologe überzeugt ist, daß „die grünen Pflanzenzellen ausgezeichnet arbeitende photochemische Apparate darstellen", und wenn „die neueren Untersuchungen" gezeigt haben sollen, daß „sämtliche Prinzipien der Photochemie sich bei der CO_2-Assimilation am Lichte als gültig erwiesen" (**70**, S. 129), so wäre es kaum denkbar, daß bei dem Verbrauch des gewonnenen plastischen Materials — das in sehr ausgiebigem Maße für das Skelett angewendet wird —, die Pflanze nicht auch „ausgezeichnet" arbeitete.

Auch wenn wir nicht annehmen wollten, daß eine hochgradige Zweckmäßigkeit, d. h. Rationalität, im Aufbau des Pflanzenskeletts zu suchen sei, so ist jedenfalls die Pflanze ein Bauwerk, bei dem jedes Element, jede Zellwand mechanischer Beanspruchung

unterzogen wird[1]), und schon um die Verteilung der baumechanischen Rollen verstehen zu können — um z. B. zu ergründen, ob, wie und warum die Zellen, die mit schwächeren Wänden versehen sind, im gesamten Zellenverbande mechanisch tätig sind und doch nicht zugrunde gehen[2]) —, dazu müssen wir ein baumechanisches Modell der Pflanze zur Hand haben; dann erst sind wir imstande, über die den Konstruktionen zugrunde liegenden und für uns brauchbaren Sätze zu verfügen, die im speziellen Bereich der Physik (in der Festigkeits- und Elastizitätslehre) und in der Baustatik ausgearbeitet werden und den Charakter von physikalischen Gesetzen tragen.

Dem von mir gegebenen Schema gemäß fassen wir die (erwachsenen) Organe von höher organisierten Pflanzen als Verbundbauten auf. In erster Linie betrachten wir die auf Biegung (sowie auf Biegung und Längsdruck bzw. Knickung) beanspruchten Pflanzenorgane. Ein Organ, z. B. ein aufrechter Stengel, ist eine baumechanische Einheit in dem Sinne, daß die ursprünglich ebenen Querschnitte nach stattgefundenen Organdeformationen auch eben bleiben; diese Voraussetzung wird auch von SCHWENDENER, wenn auch stillschweigend, angenommen; im weiteren gehen aber unsere Konzeption und SCHWENDENERs Lehre auseinander. Nachdem wir die Verbundbaunatur der pflanzlichen Konstruktionen hervorgehoben und die unzweideutigen Sätze der Verbundbautheorie in Betracht gezogen haben, bleibt uns nichts anderes übrig, als anzuerkennen, daß jedes Element des Pflanzenkörpers, jede Zelle und Zellwand ihre baumechanische Rolle spielt, und zwar sind die von äußeren mechanischen Einwirkungen in den Zellwänden hervorgerufenen Normalspannungen bei der reinen Zug- bzw. Druckbeanspruchung ihren Elastizitätsmoduln, bei der Biegung den Produkten Elastizitätsmodul mal Abstand von der neutralen Schicht proportional.

In erster Annäherung und um die Analogie zwischen Pflanzenorganen und Eisenbetonbauten schärfer hervortreten zu lassen, können wir die Grundmasse und deren Bewehrung (Armierung) unterscheiden; die letztere ist im großen und ganzen durch die dickwandigeren und steiferen (mit hohen E-Werten der Wände begabten) Elemente repräsentiert; hier kommen SCHWENDENERs

1) Hier liegt ein wesentlicher Unterschied zwischen der baumechanischen und den anderen Funktionen: während z. B. die CO_2-Assimilation beim Licht die Funktion der Zellen darstellt, die einen Chlorophyllapparat (bzw. entsprechende Apparate) enthalten, kann sich keine Zellwand, mag sie auch sehr dünn und zart sein, der mechanischen Beanspruchung entziehen.

2) S. darüber 40, S. 389–390.

„mechanische Gewebe", „Bast", Libriform, in etwas geringerem Grade Kollenchym in Betracht; aber auch dickwandigeres Parenchym und namentlich die Epidermis spielen hier durchaus keine geringe Rolle.

Die Grundmasse — größtenteils dünnwandigeres Parenchym sowie Leitungsstranggewebe — erleidet kraft des niedrigeren Elastizitätsmoduls[1]) viel niedrigere Normal- (Zug- bzw. Druck-)spannungen, macht aber — dank der bedeutenden Masse — einen nicht zu unterschätzenden Anteil an dem gesamten Organwiderstand aus und, was von besonderer Wichtigkeit ist, hält die Bewehrung auf ihrer Stelle, woraus bei der Biegung resultiert, daß die Normalspannungen der Bewehrungsstränge proportional dem Abstande von der neutralen Achse des Trägers sind, und daß Widerstands- und Trägheitsmomente viel höher ausfallen, als in dem Falle, wenn die Armierungselemente lose vereinigt wären.

Mit anderen Worten, kann baumechanisch das Skelett der Pflanze ebensowenig wie die Eisenarmierung eines modernen Eisenbetonbaus dem Gerippe einer Eisenbrücke gleichgestellt werden.

Die Eisenbetongußeisensäulen, in denen es Bauelemente dreierlei Art gibt[2]), stellen ein in mancher Hinsicht noch zutreffenderes Modell der Pflanzenkonstruktion dar, als die Eisenbetonbauten es sind.

Wir haben in diesen Zeilen angenommen, daß ein Pflanzenorgan ein echter Verbundbau ist; das trifft zu, wenn monolithartige Wirkungsweise vorkommt; dazu müssen Einrichtungen vorhanden sein, die ein Gleiten der Armierung in der Grundmasse verhüten. Wir haben hervorgehoben, daß das Verwachsensein zwischen den Bewehrungsgeweben und den Grundmassegeweben etwa dasselbe, nur wohl noch besser bewirkt, was in den technischen Bauten durch die Rauheit und Unebenheiten der Oberfläche der Eisenstränge erreicht wird; für das Aufnehmen von den für den gegenseitigen Verband und für das gesamte Bauwerk Gefahr bringenden Schubspannungen bestehen Ausbiegungen der Bewehrungsstränge, Anlehnung (mit Verwachsung) derselben aneinander, sowie Querverbindungen, die z. B. in den Knoten bei Gramineen ausgeprägt sind. Im ganzen wird ein zusammenhängendes, in der Grundmasse mehr oder weniger verteiltes und mit dieser fest verwachsenes Gerippe errichtet, das erst dann seine mit der Grundmasse einheitliche Arbeit einstellt, wenn das ganze Organ zerstört wird.

---

1) Oder — was auf dasselbe hinausläuft — kraft der höheren Dehnungszahl.

2) Wir denken hier an die EMPERGERschen Gußeisensäulen, die einbetoniert und mit Eisen umschnürt werden (38).

Von großer Bedeutung für die treffliche Arbeit eines Verbundbaues ist auch die Solidarität der Materialien, die am besten verwirklicht ist, wenn das schwächere (mit kleinerem Elastizitätsmodul begabte) Material eine elastische und volle Dehnungsfähigkeit besitzt, die nicht kleiner ist als bei dem „verantwortlichen" Bewehrungsmaterial. In dieser Hinsicht stehen die pflanzlichen Konstruktionen auf einer höheren Stufe als die technischen; in den letzteren besitzt die Grundmasse, der Beton, eine Dehnungsfähigkeit, die jener von Eisen bedeutend nachsteht; demzufolge dürfen die menschlichen Verbundbauten nur solchen Anstrengungen unterworfen werden, bei welchen die volle Beanspruchungsmöglichkeit für Eisen durchaus noch nicht erschöpft wird. Für eine etwas bessere Ausnutzung des Eisens wird manchmal die Bewehrung und die gesamte Dimensionierung unter der Voraussetzung berechnet, daß Beton auf der Zugseite Risse bekommen darf.

Ganz anders steht es mit dem pflanzlichen Verbundbau: hier besitzt die „Grundmasse" eine Dehnungsfähigkeit, die größtenteils viel höher als diejenige der „Bewehrung" ist, so daß eine Zerstörung eines Organs (bzw. in den Prüfungen eines Probestücks) erst dann eintreten kann, wenn die Bewehrung den Anstrengungen seitens der einwirkenden Kräfte nicht gewachsen erscheint. Es besteht ja die Grundmasse bei den Pflanzen großenteils aus wichtigen, lebendigen oder irgendwie funktionierenden Elementen, und es liegt auf der Hand, daß die Konstruktion des Pflanzenkörpers so eingerichtet sein muß, daß die für die Lebensprozesse spezialisierten Elemente erst dann zerstört werden können, wenn der ganze Bau gebrochen wird.

Wenn wir die feine Verteilung und Konfiguration der Pflanzenbewehrung ins Auge fassen, sowie die „Solidarität" der verschiedenen Gewebemassen in Betracht ziehen, so können wir wohl SCHWENDENER zustimmen, wenn er sagt: „Die Pflanze konstruiert zweifellos nach denselben Regeln wie die Ingenieure, nur daß ihre Technik eine viel feinere und vollendetere ist" (**19**, **19a**, S. 57). Dieser Unterschied zugunsten der Pflanze ist von dem „phylogenetischen" Gesichtspunkt aus leicht verständlich; in der Technik ist die Entwicklung des Verbundbaues sozusagen in plötzlichem und „integrierendem" Prozesse vorgegangen: zwei ehedem nur getrennt angewendete Materialien — Eisen und Beton (später auch Gußeisen, Klinker) — sind auf einmal zusammengebracht worden, und es ist kein Wunder, wenn diese Materialien sich in mancher Hinsicht zueinander „fremdartig" verhalten. Im Pflanzenreich dagegen ist wohl der Verbundbau auf dem langen Wege der allmählichen

Gewebeausdifferenzierung[1]) unter der „Kontrolle“ der natürlichen Auslese zur Verwirklichung gebracht worden.

Von diesem Gesichtspunkt aus erscheint es uns sonderbar, wenn ein orthodoxester Anhänger der SCHWENDENERschen Lehre, MAX WESTERMAYER, mit der größten Empörung den von POTONIÉ ausgesprochenen Gedanken abwehrt, daß die baumechanische Ausrüstung der Pflanzen eine Evolution durchgemacht habe, daß z. B. „erst im Verlauf der Generationen“ sich „der Stammbau den neuen mechanischen Anforderungen, welche das Leben als Baum stellt, angepaßt“ hat (**27**, S. 120).

Demgegenüber haben wir die Möglichkeit gehabt, an einigen Beispielen zu zeigen (vgl. Abb. 18), daß man verschiedene Entwicklungsstufen der Verbundbaukonstruktion im Pflanzenreich bestimmt ersehen kann.

Summa summarum: der Verbundbau gibt uns in seinen Produkten die baumechanischen Modelle der Pflanzen (Abb. 13); wenn auch diese Modelle etwas grob[2]) sind, so können dieselben uns doch als eine erste Annäherung dienstbar sein; namentlich können uns jene baumechanischen Lehrsätze, die für den Verbundbau festgestellt wurden, von Nutzen sein, wenn wir uns die inneren baumechanischen Verhältnisse der Pflanzenorgane klarzumachen suchen.

Was die ältere Vergleichung der Pflanzenorgane und deren Konstruktionselemente mit Eisenbrücken bzw. mit I-Trägern anbetrifft, so führt diese, wie wir oben gezeigt haben, viel mehr zu Mißverständnissen und Fehlern, als zu einer Ergründung der wirklichen Sachlage bei den pflanzlichen Gebilden. Wenn SCHWENDENER eine im Lichte der Verbundbautheorie fehlerhaft erscheinende Konzeption aufgestellt und entwickelt hat, so ist dies darin begründet, daß in der Zeit, als sein Werk verfaßt und publiziert wurde, sich der Verbundbau noch in der Wiege befand und seine Theorie überhaupt noch fehlte; es sind Jahre verflossen, ehe die Fachmänner die inneren Verhältnisse der Verbundbauten, „die doch, im Grunde genommen, sehr einfach sind“ (**50**, S. 99), klargelegt haben.

---

1) Wir dürfen wohl annehmen, daß das ursprüngliche Material — die Vorfahren der Verbundbaupflanzen — wasserbewohnende, aus ziemlich gleichartigen Zellen sich aufbauende Organismen gewesen sind.

2) Es dürfte wohl einen nicht unbedeutenden Erfolg in der Technik bedeuten, wenn man einmal in den Ingenieurbauten etwas feinere Modelle der Pflanzen verwirklichen würde in dem Sinne, daß man für die Grundmasse billige Materialien ausnutzt bzw. schafft, die der Grundmasse der Pflanzenkörper hinsichtlich Dehnungsfähigkeit und Elastizität etwas näher stehen würden als Beton.

Jedenfalls hat SCHWENDENER in seiner Lehre etwas Großartiges geleistet; wir wenden auf ihn die Worte eines modernen Biologiehistorikers an, der über einen anderen großen Naturforscher[1]) sagt: unsere „Erwägungen sollen nicht eine Unterschätzung von“ SCHWENDENERs „Einfluß auf die Entwicklung der Biologie zur Folge haben, denn seine Theorie war es, die das Interesse für solche Erscheinungen wachrief, deren Erforschung einen mächtigen Aufschwung dieses Zweiges der Naturwissenschaft bis in unsere Tage bedeutete. Im Anschluß hieran mag an die Worte K. E. VON BAERs erinnert werden: «... irrige, aber bestimmt ausgesprochene, allgemeine Resultate haben durch die Berichtigung, die sie veranlassen, und die schärfere Beobachtung, zu der sie nötigen, der Wissenschaft fast immer mehr genützt als vorsichtiges Zurückhalten in dieser Sphäre»“ (**72**, S. 528).

Soviel über das baumechanische Modell, das uns eine Möglichkeit bietet, eine nähere und genauere Einsicht in die inneren architektonischen Verhältnisse des Pflanzenkörpers, darunter in die Verteilung der baustatischen Rollen zwischen den Konstruktionselementen, zu gewinnen.

Es bleibt hinsichtlich der Baumechanik noch eine sehr wichtige Frage übrig, nämlich die nach der Dimensionierung der Pflanzenkonstruktionen im Zusammenhang mit ihren baumechanischen Aufgaben; darüber wird in einem Aufsatze berichtet werden, der später erscheinen wird.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Dr. LUDWIG DIELS, Direktor des Botanischen Museums und Gartens, meinen besten Dank auszusprechen für das lebende und trockene Material, namentlich an Baumfarnen und Palmen, das er mir in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt hat.

Herrn Professor Dr. BRUNO LEISERING sage ich meinen innigsten Dank für seine selbstaufopfernde Bereitwilligkeit, mit der er auch diesmal die Stolprigkeiten meines deutschen Stils geebnet hat.

Indem ich jetzt die zweite der bei meinem Aufenthalte in Berlin verfaßten Arbeiten[2]) publiziere, möchte ich meinem lieben Universi-

---

1) Und zwar ERNST HAECKEL.

2) Die vorläufigen Skizzen dazu wurden von mir früher in Rußland verfaßt und publiziert.

tätslehrer, Herrn o. ö. Professor Dr. M. J. GOLENKIN, meinen Dank aussprechen, der seit Jahren meine Studien mit Rat und Tat unterstützt hat, und der mir auch wesentlich bei meiner Abkommandierung ins Ausland förderlich gewesen ist.

Die benutzte Literatur.

1. K. CULMANN: Die graphische Statik. Zürich 1866.
2. S. SCHWENDENER: Thesen über den mechanischen Aufbau der Gefäßpflanzen etc. „Botanische Zeitung" 1873.
3. S. SCHWENDENER: Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen mit vergleichenden Ausblicken auf die übrigen Pflanzenklassen. Leipzig 1874.
4. A. DE BARY: Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.
5. S. SCHWENDENER: Über die Festigkeit der Gewächse. „Württemberg. naturwiss. Jahreshefte", 34. Jahrgang, H. I—III, 1878.
6. TH. WEINZIERL: Beiträge zur Lehre von der Festigkeit und Elasticität vegetabilischer Gewebe und Organe. „Sitz.-Berichte d. math.-nat. Classe d. K. Akademie d. Wiss.", Wien 1878, S. 385—461.
7. H. POTONIÉ: Das Skelett der Pflanzen. 1881.
8. G. HABERLANDT: Die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe. SCHENKs Handbuch der Botanik, B. II, S. 593—633. Breslau 1882.
9. V. MESCHAGEFF: Über die Anpassungen zum Aufrechthalten der Pflanzen etc. „Bulletin de la Soc. des Naturalistes de Moscou", 1882, Nr. 4.
10. H. POTONIÉ: Das mechanische Gewebesystem der Pflanzen. „Kosmos", B. VI, 1882.
11. J. SACHS: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882.
12. G. HABERLANDT: Physiologische Pflanzenanatomie. 1. Auflage 1884; 2. Aufl. 1896; 3. Aufl. 1904; 4. Aufl. 1909; 5. Aufl. 1917; 6. Aufl. 1924.
13. E. DETLEFSEN: Über die Biegungselasticität der Pflanzen. „Arbeiten des Bot. Inst. in Würzburg", B. III, 1884—1887, S. 144—187, 408—425.
14. A. RITTER: Lehrbuch der technischen Mechanik. 5. Aufl. Leipzig 1884; 6. Aufl. 1892.
15. S. SCHWENDENER: Zur Lehre von der Festigkeit der Gewächse. „Sitz.-Berichte d. K. Akademie d. Wissenschaften zu Berlin", 1884, 2. Halbband, S. 1045 - 1070.
16. KOEHNEN: Für die Berechnung der Stärke der MONIERschen Cementplatten. „Centralblatt der Bauverwaltung", Jahrgang VI, S. 462. Berlin 1886.
17. —Z—: MONIERs Herstellung von Baustücken aus Cementmörtel mit Drahteinlagen. „Centralblatt d. Bauverwaltung", Jahrgang VI, S. 88. Berlin 1886.
18. Das System MONIER (Eisengerippe mit Cementumhüllung) in seiner Anwendung auf das gesammte Bauwesen. Unter Mitwirkung namhafter Architekten und Ingenieure herausgegeben von G. WAYSS. 1887.
19. S. SCHWENDENER: Über Richtungen und Ziele der mikroskopisch-botanischen Forschung. Berlin 1887.

19a. S. SCHWENDENER: Derselbe Aufsatz (19) in der „Naturwissenschaftlichen Wochenschrift" 1888.

20. M. RIKLI: Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen. „Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik", Band XXVII, 1895.
21. H. ZUKAL: Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten. „Sitzungsberichte der math.-phys. Classe der K. Akademie der Wissenschaften in Wien", 104 Bd., S. 1377–1395, 1895.
22. GG. V. ISTVANFFI: Untersuchungen über die physiologische Anatomie der Pilze etc. „Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik", Band XXIX, S. 394—402.
23. S. SCHELLENBERG: Beiträge zur Kenntnis der verholzten Zellmembran. „Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik", Bd. XXIX, S. 237–266, 1896.
24. P. STRACHOW: Wellblecheisen. Moskau 1899. (Russisch.)
25. R. HARTIG: Holzuntersuchungen. Altes und Neues. Berlin 1901.
26. H. POTONIÉ: Die von den fossilen Pflanzen gebotenen Daten für die Annahme einer allmählichen Entwicklung vom Einfacheren zum Verwickelteren. „Naturwiss. Wochenschrift", Neue Folge, B. I, H. 1, 1901.
27. M. WESTERMAIER: Die Pflanzen des Palaeozoicums im Lichte der physiologischen Anatomie. „Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie", Jahrg. 1902, Bd. I, S. 99—126, Stuttgart.
28. H. POTONIÉ: Erwiderung auf Prof. WESTERMAIERs Besprechung meiner Rede etc. Ibid., Bd. II, S. 97–111.
29. M. SCHÜTZE: Zur physiologischen Anatomie einiger tropischen Farne, besonders der Baumfarne. Berlin 1905.
30. Handbuch für Eisenbetonbau, herausgegeben von Dr.-Ing. F. V. EMPERGER, Bd. I, Berlin 1908.
    a) M. FOERSTER: Die Grundzüge der geschichtlichen Entwicklung des Eisenbetonbaues.
    b) K. WIENECKE: Versuche mit Balken aus Eisenbeton.
    c) PH. VÖLKER: Theorie des Eisenbetonbalkens.
31. J. PERRY: Angewandte Mechanik. Übersetzt von R. SCHICK. Leipzig und Berlin 1908.
32. H. VÖCHTING: Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen 1908.
33. A. LEON: Baugesetze in Natur und Technik. Wien 1909.
34. SCHWENDENERs Vorlesungen über mechanische Probleme der Botanik, herausgegeben von C. HOLTERMANN. Leipzig 1909.
35. F. WALDAU: Freistehende Schornsteine. Staßfurt 1909.
36. HERMANN: Eine neue Theorie über die Wirkungsweise des mechanischen Gewebesystems bei Gräsern. „Naturwissenschaftliche Wochenschrift", Jahrgang 1910, Nr. 28.
37. W. HERMANN: Über das phylogenetische Alter des mechanischen Gewebesystems bei *Setaria*. COHNs „Beiträge zur Biologie der Pflanzen", 1910, Bd. X, H. 1.
38. F. V. EMPERGER: Eine neue Verwendung des Gußeisens bei Säulen und Bogenbrücken. Berlin 1911.
39. A. KLEINLOGEL: Über das Wesen und die wahre Größe des Verbundes zwischen Eisen und Beton. Berlin 1911.
40. W. RASDORSKY: Geschichte und gegenwärtiger Zustand der Lehre über die mechanischen Eigenschaften der Pflanzengewebe. „Bulletin de la Soc. des Naturalistes de Moscou", 1911, S. 351–405.

41. J. KALINNIKOW und W. RASDORSKY: Experimentelle Untersuchung des Zugwiderstands von bastreichen Pflanzenteilen. Ibid., S. 406 - 523.
42. K. GIESENHAGEN: Blatt. „Handwörterbuch der Naturwissenschaften". Verlag von GUSTAV FISCHER, Jena. 2. Band, S. 1—35. Jena 1912.
43. M. KOENEN: Grundzüge für die statische Berechnung der Beton- und Eisenbetonbauten. 4. neubearbeitete und erweiterte Auflage. Berlin 1912.
44. G. KRIWOSCHEJIN: Berechnung der Eisenbetonkonstruktionen. St. Petersburg 1912. (Russisch.)
45. PEREDERIJ: Handbuch der Eisenbetonbrücken. Petersburg 1912. (Russisch.)
46. R. BAUMANN: Versuche über die Elasticität und Festigkeit von Bambus, Akazien-, Eschen- und Hickoryholz. „Mitt. über Forschungsarbeiten auf dem Gebiete des Ingenieurwesens", herausgegeben vom Verein Deutscher Ingenieure, Heft 131, S. 41—70. Berlin 1913.
47. C. BACH und R. BAUMANN: Festigkeitseigenschaften und Gefügebilder der Konstruktionsmaterialien. Berlin 1915. (2. Auflage 1921.)
48. A. LEON: Technische Prinzipien in der Natur. „Zeitschrift des Österr. Ingenieur- u. Architekten-Vereins", 67. Jahrg., Heft 46, S. 636—640, und Heft 7, S. 656 - 660. Wien 1915.
49. S. TIMOSCHENKO: Elasticität und Festigkeitslehre. 3. Auflage. Kiew 1916. (Russisch.)
50. E. PROBST: Vorlesungen über Eisenbeton. 2 Bände. Berlin 1917.
51. W. RASDORSKY: Sur la priorité de la découverte du principe mécanique dans la construction des plantes. „Bull. de la Soc. des Naturalistes de Moscou", 1917, S. 143—172.
52. R. H. FRANCÉ: Die technischen Leistungen der Pflanzen. Leipzig 1919.
53. G. HABERLANDT: Gedächtnisrede auf SIMON SCHWENDENER. Verlag der Akademie der Wissenschaften. Berlin 1919.
54. M. FOERSTER: Grundzüge der Eisenkonstruktionen des Hochbaues. Berlin 1920.
55. M. FOERSTER: Die Grundzüge des Eisenbetonbaues. Berlin 1921.
56. Lehrbuch des Hochbaues. Herausgegeben von ESSELBORN. I. Band. Leipzig 1922.
57. A. FÖPPL: Vorlesungen über technische Mechanik. 3. Band: Festigkeitslehre. 9. Auflage. Leipzig und Berlin 1922.
58. P. CHUDJAKOW: Festigkeitslehre. Moskau 1923. 1. und 2. Teil: 4. Aufl; 3. Teil: 3. Aufl. (Russisch.)
59. W. RASDORSKY: Beiträge zur Lehre von den baumechanischen Prinzipien in der Konstruktion der Pflanzen. „Bull. de la Soc. des Naturalistes de Moscou." Sect. biologique. Année 1918—1922. Nouvelle série T. XXXI, S. 99 - 155. 1923.
60. F. O. BOWER: Botany of the living plant. London 1923. 2. Auflage.
61. A. V. MAGNY: La construction en beton armé. Théorie et pratique. 2. Édition. Paris et Liège 1923.
62. C. BACH und R. BAUMANN: Elastizität und Festigkeit. 9. Aufl. Berlin 1924.
63. A. FÖPPL und L. FÖPPL: Drang und Zwang. Eine höhere Festigkeitslehre für Ingenieure. I. Band: 2. Auflage. München und Berlin 1924. II. Band: 1920.
64. Musterbeispiele zu den Bestimmungen für Ausführung von Bauten aus Eisenbeton vom 13. I. 1916. Herausgegeben im Ministerium der öffentlichen Arbeiten. 5. Auflage. Berlin 1924.

65. W. RASDORSKY: Über die Prinzipien der Pflanzenarchitektur. „Wissenschaftliche Berichte“, 1. Heft, S. 18—25. Baku 1924. (Russisch.)
66. W. RASDORSKY: Die Pflanze, als Bauwerk betrachtet. 1. Teil. „Berichte der Universität Baku“, 3. Band, S. 191—212. Baku 1924.
67. W. RASDORSKY: Untersuchungen über die baumechanischen Elemente des Pflanzenkörpers. I. Kollenchym- und Sklerenchymstränge von Dikotylen. „Bulletin de l'Institut Pédagogique du Caucase du Nord“, Volume II. Wladikawkas 1924. (Russisch mit deutscher Zusammenfassung.)
68. W. THIEL: Die Arbeitsfestigkeit der Eisenbetonbalken. Berlin 1924.
69. P. WELICHOW: Theoretische Ingenieurbaumechanik. I Teil. Moskau 1924. (Russisch.)
70. S. KOSTYTSCHEW: Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin 1925.
71. L. PROSKURJAKOW: Baumechanik. 1. Teil: Festigkeitslehre. 6. Auflage. Moskau 1925. (Russisch.)
72. E. NORDENSKIÖLD: Geschichte der Biologie. Verlag von GUSTAV FISCHER. Jena 1926.
73. W. SCHWARZ: Die Wellung der Gefäßbündel bei *Heracleum*. „Planta“ 1926, Heft 2, S. 19—26.
74. W. RASDORSKY: Über die Dimensionsproportionen der Pflanzenachsen. „Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft“, Jahrgang 1926, Band XLIV, Heft 3, S. 175—200.
75. W. TALIEW: Einige Beobachtungen über die Pflanzen des Botanischen Gartens von der Landwirtschaftlichen Akademie in Moskau. Mélanges botaniques offerts à Mr. J. BORODIN à l'occasion de son jubilé. Redacteur A. DE JACZEWSKI. 1927. S. 309—322. (Russisch mit deutscher Zusammenfassung.)

9. B. W. Skvortzow: Die Euglenaceengattung Phacus Dujardin.

Eine systematische Übersicht.

(Aus der Biologischen Sungari-Station zu Harbin der Gesellschaft zur Erforschung der Mandschurei.)

(Mit Tafel II.)

(Eingegangen am 24. November 1927. Vorgetragen in der Dezembersitzung.)

Im Jahre 1925 habe ich in den Arbeiten der Biologischen Sungari-Station der Gesellschaft zur Erforschung der Mandschurei in Harbin (China) eine Arbeit „Die Euglenaceengattung *Trachelomonas* Ehrenb., Eine systematische Übersicht“ publiziert. Die vorliegende Arbeit über die Euglenaceengattung *Phacus* Dujardin ist das Resultat einer neueren Untersuchung, die ich während der letzten Zeit vorgenommen habe.

An dieser Stelle sei es mir gestattet, den Herren Dr. H. SKUJA und Prof. S. WISLOUCH meinen besten Dank für ihre freundliche Hilfe bei der Zusammenstellung dieser Arbeit auszusprechen und den Herren Prof. TAMEZO MORI und P. A. PAVLOV für ihre liebenswürdige Unterstützung bei der Sammlung wertvollen Materials in Asien noch meinen verbindlichsten Dank zu übermitteln.

Harbin, September 1926.

Die Gattung *Phacus* wurde von DUJARDIN im Jahre 1841 beschrieben. Ihr Name ist aus *phakos* — Linse — entstanden. Diese grünen Flagellaten besitzen einzeln lebende, freischwimmende und plattgedrückte Zellen. Ihre Membran ist fest, vollkommen starr, gestreift oder mit feinen Stacheln oder Warzen besetzt. Die Chromatophoren sind klein, scheibenförmig und wandständig; sie werden in Dunkelkulturen farblos, ergrünen aber wieder am Licht.

Die Zellen enthalten verschieden geformte, rundliche oder längliche Paramylonkörner; auch große ringförmige kommen vor. Ein Augenfleck ist wohl stets vorhanden. Die eine Schwimmgeißel ist ein- oder zweimal so lang wie der Zellkörper.

Die Vermehrung geschieht im geißellosen, ruhenden Zustand. Dauerzellen wurden bisher, nach E. LEMMERMANN, nur bei *Phacus Dangeardii* Lemm. und *Ph. parvula* Klebs beobachtet.

Die Ernährung der *Phacus*-Arten ist holophytisch und saprophytisch. Die Zellen leben meistens vereinzelt zwischen

anderen Euglenaceen und treten nur hin und wieder in größeren Mengen auf. Die verbreitetsten Formen sind wohl *Phacus pleuronectes* (O. F. M.) Duj. und *Ph. longicauda* (Ehrenb.) Duj. Sie finden sich in fast allen Gewässern.

Nach der Ausbildung der Membran wurden von E. LEMMERMANN innerhalb der Gattung *Phacus* 4 Sektionen unterschieden:

1. Sektion: ***Euphacus*** Lemm.
   Zellen zugespitzt, mit einem Stachel. Membran längsgestreift.
2. Sektion: ***Spirophacus*** Lemm.
   Zellen am Hinterende in einen hyalinen Endstachel ausgezogen. Membran deutlich spiralig gestreift.
3. Sektion: ***Chloropeltis*** (Stein.) Lemm.
   Zellen mehr oder weniger zugespitzt. Membran mit feinen Stacheln oder Warzen besetzt.
4. Sektion: ***Cyclanura*** (Stokes) Lemm.
   Zellen am Hinterende allmählich verjüngt und abgerundet oder breit abgerundet. Membran längs- oder spiralig gestreift.

Übersicht über die Arten.

I. Zellen zugespitzt, mit einem Stachel. Membran längsgestreift.
I. Sektion: ***Euphacus***.

A. Zellen an den Seiten mit 2 bis 7 seitlichen Einschnitten oder schraubig gedreht.
  a) Zellen mit seitlichen Einschnitten.
    α) Endstachel lang. — 1. *Ph. Morii.*
    β) Endstachel kurz.
      † Zellen breit-oval. — 2. *Ph. anaceolus.*
      †† Zellen fast rund, abgeplattet. — 3. *Ph. Meyersii.*
  b) Zellen schraubig gedreht. — 4. *Ph. torta.*

B. Zellen an den Seiten nicht schraubig gedreht; seitliche Einschnitte nicht selten vorhanden.
  a) Endstachel lang.
    α) Endstachel gerade. — 5. *Ph. longicauda.*
    β) Endstachel gekrümmt. — 6. *Ph. Rostafinskii.*
  b) Endstachel kurz.
   1. Zellen fast kreisrund.
    α) Zellen nicht tordiert.
      † Zellen an den Seiten flügelartig erweitert mit 2 großen ringförmigen Paramylonkörnern. — 7. *Ph. alata.*

†† Zellen mit einem ringförmigen Paramylonkorn.
8. *Ph. orbicularis.*

††† Zellen klein mit einem schiefen und kurzen Endstachel und 2 ringförmigen Paramylonkörnern, je 1 an jeder Seite. 9. *Ph. curvicauda.*

†††† Zellen klein mit einem kleinen geraden Endstachel. 1 bis 2 Paramylonkörner.
10. *Ph. acuminata.*

β) Zellen tordiert.

† Zellen mit 1 Paramylonkorn.
11. *Ph. Swirenko.*

†† Zellen mit 2 Paramylonkörnern.
12. *Ph. Lemmermannii.*

2. Zellen fast kreisrund oder länglich.

α) Zellen breit-oval, plattgedrückt. Endstachel schief.
13. *Ph. pleuronectes.*

β) Zellen länglich.

† Endstachel lang. 14. *Ph. caudata.*

†† Endstachel sehr kurz.
15. *Ph. Skujae.*

ββ) Zellen breit-oval, stark tordiert, plattgedrückt oder stark tordiert mit Kiel.

† Zellen breit-oval. Rückenfalte S-förmig.
16. *Ph. Arnoldii.*

†† Zellen breit-oval, tordiert mit Kiel. Endstachel gerade. 17. *Ph. Warszewiczii.*

††† Zellen etwas länglich, tordiert mit Kiel. Endstachel schief. 18. *Ph. triqueter.*

†††† Zellen gebogen und tordiert. Endstachel schief.
19. *Ph. Raciborskii.*

βββ) Endstachel sehr kurz oder fehlend. Zellen am Hinterende kurz zugespitzt.
20. *Ph. brevicaudata.*

II. Zellen am Hinterende in einen hyalinen Endstachel ausgezogen. Membran deutlich spiralig gestreift. II. Sektion: **Spirophacus.**

a) Zellen mit stark hervortretenden, spiralig verlaufenden Rippen.

† Paramylonkörner 2, scheibenförmig, klein, seitlich. Membran zwischen den Rippen glatt.
21. *Ph. pyrum.*

†† Paramylonkorn 1, ringförmig, groß. Membran zwischen den Rippen gestrichelt.
22. *Ph. costata.*

††† Paramylonkörner 2, rund, scheibenförmig.
25a. *Ph. setosa* var. *crenata.*

†††† Paramylonkörner zahlreich.
25b. *Ph. setosa* var. *polonica.*

b) Zellen lang- oder breit-oval.

† Zellen lang-eiförmig, vorn verjüngt.
23. *Ph. striata.*

†† Zellen eiförmig, vorn breit abgerundet.
24. *Ph. pekinensis.*

††† Zellen breit-oval, Paramylonkörner zahlreich.
25. *Ph. setosa.*

†††† Zellen kreisrund, etwas breiter als lang. Paramylonkörner nicht bekannt.
26. *Ph. Nordstedtii.*

††††† Zellen verkehrt-eiförmig mit 3 großen Paramylonkörnern. 27. *Ph. aenigmatica.*

III. Zellen mehr oder weniger zugespitzt. Membran mit feinen Stacheln oder Warzen besetzt. III. Sektion: **Chloropeltis.**

a) Membran mit feinen Stacheln besetzt.
28. *Ph. hispidula.*

b) Membran mit feinen Warzen besetzt.

† Membran längsgestreift.
29. *Ph. suecica.*

†† Membran spiralig gestreift.
30. *Ph. spirogyra.*

††† Membran nicht gestreift.
31. *Ph. monilata.*

IV. Zellen am Hinterende allmählich verjüngt und abgerundet oder breit abgerundet. Membran längs- oder spiraliggestreift.
IV. Sektion: **Cyclanura.**

a) Zellen am Hinterende allmählich verjüngt und abgerundet.

† Zellen länglich, Hinterende lang, etwas spitzig.
32. *Ph. oscillans.*

†† Zellen länglich, Hinterende breit abgerundet; 2 ringförmige oder mehrere Paramylonkörner.
33. *Ph. clavata.*

††† Zellen länglich, Hinterende kurz; 1 ringförmiges Paramylonkorn. 34. *Ph. parvula.*

†††† Zellen lang-oval, vorn konkav, Hinterende verjüngt, kurz; 2 ringförmige Paramylonkörner. 35. *Ph. pusilla.*

††††† Zellen breit-oval, Hinterende sehr kurz; 2 große Paramylonkörner. 36. *Ph. agilis.*

b). Zellen am Hinterende breit abgerundet.

† Zellen lang-oval; 2 Paramylonkörner. 37. *Ph. Wettsteini.*

†† Zellen lang-oval; 1 Paramylonkorn. 38. *Ph. Dangeardii.*

††† Zellen lang-oval; 1 Paramylonkorn; Vorderende verjüngt. 39. *Ph. oblonga.*

†††† Zellen fast rund, breit abgerundet. 40. *Ph. Stokesii.*

---

1. *Ph. Morii* sp. nov.[1]). Taf. II, Fig. 1.

Zellen fast rund, breit-oval mit langem, geradem Endstachel, 81,4—82 μ lang, 33,3—35 μ breit. Membran längsgestreift mit 6 bis 7 seitlichen Einschnitten. Chromatophoren rund, klein; 1 großes, scheibenförmiges Paramylonkorn.

Verbreitung: Im Plankton, Korea, Seoul.

var. *insecta* (Koczwara) nob. Taf. II, Fig. 2.

Ph. longicauda var. *insecta* Koczwara, Phytoplankton der Dobrostany. Teiche. Kosmos. 40. 1915.

Zellen oval, 80—94 μ lang, 35 μ breit, der typischen Form ähnlich, aber mit nur 1 bis 2 seitlichen Einschnitten.

Verbreitung: Bisher nur aus Polen bekannt.

2. *Ph. anacoelus* Stokes. Taf. II, Fig. 3.

Americ. Naturalist. 1885, Jour. of the Trenton Nat. Hist. Soc. 1868, S. 91, Taf. 1, Fig. 29; LEMMERMANN (15), S. 510; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 138, Fig. 230.

Zellen oval oder rundlich, mit konkaven Seiten, ca. 42 μ lang, Endstachel kurz, schief. Membran längsgestreift? Geißel ca. körperlang. Katharob?

Verbreitung: Bisher nur in Nordamerika und Österreich (Prag) in Teichen gefunden.

var. *undulata* var. nov. Taf. II, Fig. 4, 5.

Ph. orbicularis Kübner var. *undulata* Skvortzow (19), S. 65, Tab. IV, Fig. 1; (20), S. 193, Fig. 1; (23), S. 434, Fig. 2;

---

1) Nach dem Prof. TAMEZO MORI benannt (Seoul, Korea).

Ph. pleronectes var. *insecta* Koczwara (12), Taf. I, Fig. 14; *Ph. pleronectes* var. *insecta* Koczwara in DREZEPOLSKI (5), p. 233.

Zellen oval, 50—80 μ lang, 30—48 μ breit. An den Seiten mit gewellten Rändern. Endstachel kurz, schief. Membran längsgestreift, 1 großes, ringförmiges Paramylonkorn. Chromatophoren zahlreich. Augenfleck vorhanden.

Verbreitung: Polen, Nordmandschurei, Südchina, in stehenden Gewässern.

var. *subundulata* var. nov. Taf. II, Fig. 6.

Ph. sp. Skvortzow (20), Fig. 6.

Zellen an einer Seite mit gewelltem Rand; sonst wie var. *undulata* Skvortzow.

Verbreitung: Bisher nur aus Tientsin (Nordchina), im Plankton.

3. *Ph. Myersii* Skvortzow. Taf. II, Fig. 7, 8.

SKVORTZOW (20), S. 7, Fig. 6; *Ph. curvicauda* Swir. v. *undulata* Skvortzow (21), S. 193, Fig. 5; *Ph. anaceolus* Stokes in DREZEPOLSKI (5), p. 230, fig. 106.

Zellen oval, 32—34 μ lang, 30 μ breit, an den Seiten mit gewellten Rändern. Endstachel sehr kurz, schief. Membran längsgestreift. 1 bis 3 ringförmige Paramylonkörner. Chromatophoren zahlreich. Augenfleck vorhanden.

Verbreitung: Bisher nur aus Südchina, Polen.

4. *Ph. torta* (Lemm.) nob. Taf. II, Fig. 9, 10.

STEIN (25), Taf. XX, Fig. 3; EHRENBERG (7), Taf. XII, Fig. 13 pr. parte; EHRENBERG (8), Taf. I, Fig. 6a; LEMMERMANN (15), S. 511; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 138; SWIRENKO (29), p. 48; SKVORTZOW (19), S. 64; (20), S. 7; (22), S. 193; SKUJA (26), p. 40, Abb. 2, Fig. 3a—b.

Zellen schraubig gedreht, 75—120 μ lang, 40—50 μ breit. Membran längsgestreift. Geißel körperlang. 1 großes, scheibenförmiges oder ringförmiges Paramylonkorn.

Verbreitung: Europa, Rußland, China. In Teichen, Seen und Sümpfen usw., auch im Plankton.

var. *tortuosa* var. nov. Taf. II, Fig. 11.

Ph. longicauda var. *torta* Lemm. in DRESEPOLSKI (5), p. 232, Tab. III, ryc. 124.

Zellen sehr stark schraubig gedreht, 75—120 μ lang, 40—50 μ breit, von der Seite gesehen mit 3 welligen Rändern.

Verbreitung: Polen, Dobrostany, Lwow.

5. *Ph. longicauda* (Ehrenb.) Dujardin. Taf. II, Fig. 12.
DUJARDIN (4), S. 337, Taf. V, Fig. 6; STEIN (25), Taf. XX, Fig. 1 und 2; *Euglena longicauda* Ehrenb. (7), S. III, Taf. VII, Fig. 13 pr. p.; LEMMERMANN (15), S. 511, Fig. 24; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 138, Fig. 235; SWIRENKO (29), p. 47; SKVORTZOW (19), S. 64; (20), S. 7; (22), S. 193; DREZEPOLSKI (5), p. 232, ryc. 104; SKUJA (26), p. 40, Abb. 3, Fig. 2.

Zellen oval, mit langem, geradem Endstachel, 85—170 μ lang, 40—70 μ breit. Membran längsgestreift. Geißel kürzer als der Zellkörper. 1 großes, scheibenförmiges oder ringförmiges Paramylonkorn. Selten findet man auch kleine Paramylonkörner. Obligosaprob bis katharob. Chromatophoren klein, rund.

Verbreitung: In stehenden Gewässern, auch im Plankton. Europa, Polen, Rußland, Nordmandschurei, Südchina.

var. *major* Swirenko. Taf. II, Fig. 13.
Etude Systematique et Geogr. sur les Euglenacees, p. 48, Taf. III, Fig. 2 und 3.

Zellen 170—188 μ lang, 45—55 μ breit, mit einem großen, ringförmigen Paramylonkorn und mehreren kleinen; sonst wie die typische Form.

Verbreitung: Im Plankton, Rußland.

var. *ovata* Skvortzow. Taf. II, Fig. 14.
SKVORTZOW (19), S. 64—65; var. *ovalis* Woronichin (30), p. 140; *Ph. longicauda* in SKUJA (26), p. 40, Abb. 3, Fig. 1.

Zellen lang-oval, 99—136 μ lang, 30—46 μ breit, mit geradem oder gebogenem Endstachel. Membran längsgestreift. 1 großes, ringförmiges Paramylonkorn.

Verbreitung: Bisher nur aus der Nordmandschurei, dem Kaukasus und Lettland bekannt.

var. *brevicauda* Skvortzow. Taf. II, Fig. 15.
SKVORTZOW (22), S. 193, Fig. 6.

Zellen oval mit kleinem, geradem Endstachel, 89—90 μ lang, 40 μ breit.

Verbreitung: Bisher nur aus Südchina.

6. *Ph. Rostafinskii* Drezepolski. Taf. II, Fig. 16.
DREZEPOLSKI (6), p. 13, fig. 3, 3a; DREZEPOLSKI (5), p. 267, fig. 118.

Zellen oval, 85—100 μ lang, 25—30 μ breit; am Hinter- und Vorderende verjüngt. Endstachel schief, 50—55 μ

lang. Membran längsgestreift. 1 bis 2 große Paramylonkörner.

Verbreitung: Bisher nur aus Polen.

7. *Ph. alata* Klebs. Taf. II, Fig. 17, 18.

Unters. aus d. Bot. Inst. zu Tübingen, Bd. 1, S. 312; DANGEARD (3), Fig. 31; *Ph. triquetra* Ehrenb. in STEIN (27), Taf. XIX, Fig. 55—57; LEMMERMANN (15), S. 511; PASCHER und LEMMERMANN, S. 138, Fig. 234; DREZEPOLSKI (5), p. 229, fig. 114; var. *major* Drezep. (6), p. 14.

Zellen oval oder rundlich, 19 μ lang, 6 μ breit, mit flügelartig verdickten Seiten. Endstachel kurz, schief. Membran längsgestreift. Geißel über körperlang. 2 große Paramylonkörner, je 1 an jeder Seite. Oligosaprob bis katharob.

Verbreitung: In stehenden Gewässern Europas.

var. *latviensis* var. nov. Taf. II, Fig. 19, 73.

Ph. alata Klebs in SKUJA (26), p. 40, Abb. 2, Fig. 2a—d.

Zellen länger und größer, 27—45 μ lang, 20—25 μ breit.

Verbreitung: Lettland.

8. *Ph. orbicularis* Hübner. Taf. II, Fig. 20.

Euglenaceeflora von Stralsund, S. 5, Fig. 1 der Tafel; LEMMERMANN (15), S. 511; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 138, Fig. 256; SWIRENKO (29), p. 54, Tab. III, Fig. 9, 10; SKVORTZOW (19), S. 65; (22), S. 190.

Zellen fast kreisrund, 70 μ lang, 45 μ breit. Endstachel kurz, schief. Membran längsgestreift. Geißel körperlang. 1 großes, ringförmiges Paramylonkorn. Katharob.

Verbreitung: Europa, Rußland, Nordmandschurei, Tientsin. — In stehenden Gewässern.

var. *caudata* var. nov. Taf. II, Fig. 21.

Ph. platalea Drezepolski (5), p. 266, fig. 110.

Zellen breit-oval, 50—56 μ lang, 32—32,5 μ breit. Endstachel gerade, 12—15 μ lang. Membran längsgestreift. 1 bis 2 große, ringförmige Paramylonkörner.

Verbreitung: Polen.

var. *Zmudae* Namyslowski. Taf. II, Fig. 22.

Studja hydrobiologiczne, Poznan. 1921.

Zellen fast kreisrund, 28 μ lang, 21 μ breit. Rückenfalte bis zur Zellmitte reichend. Endstachel sehr kurz, schief. 1 großes, scheibenförmiges Paramylonkorn.

Verbreitung: Bisher nur aus Polen.

9. *Ph. curvicauda* Swirenko. Taf. II, Fig. 23.

SWIRENKO, Etude System. et Geogr. sur les Euglenacees, p. 53,

Tab. III, Fig. 13—16; SKVORTZOW (19), S. 65; DREZEPOLSKI (5), p. 231, ryc. 115.

Zellen schwach tordiert, breit-oval, 24—34 μ lang, 21—25 μ breit. Endstachel sehr kurz, schief. Rückenfalte bis zur Zellmitte oder zum Hinterende reichend. Membran längsgestreift. 2 ringförmige oder scheibenförmige Paramylonkörner, je 1 an jeder Seite.

Verbreitung: Bisher nur aus Rußland, Polen, Nordmandschurei.

10. *Ph. acuminata* Stokes. Taf. II, Fig. 24.

Amer. Monthly Micr. Jour. 1885; Jour. of the Trenton Nat. Hist. Soc. 1888, S. 90, Taf. 1, Fig. 28; LEMMERMANN (15), S. 512; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 138—139, Fig. 233; SWIRENKO (29), p. 52, Tab. III, Fig. 19—21; SKVORTZOW (19), S. 65.

Zellen breit-eiförmig oder fast kreisrund, 25—30 μ lang, 18—27 μ breit. Hinterende plötzlich kurz und scharf zugespitzt. Membran längsgestreift. Rückenfalte kammartig, fast bis zum Hinterende reichend. Geißel ca. körperlang. 1—2 kleine rundliche Paramylonkörner. Katharob.

Verbreitung: Europa, Rußland, Polen, Lettland, Sibirien (Akmolinsk prov.), Nordmandschurei, Südchina, Tientsin; in Bächen und Teichen.

var. *variabilis* Lemm. Taf. II, Fig. 25, 26.

LEMMERMANN, Kryp. d. Mark Brandenburg, S. 513; *Ph. pleuronectes* bei DANGEARD, l. c. S. 108, Fig. 29E, F.

Zellen mit 2 ringförmigen Paramylonkörnern, das eine vorn, das andere hinter dem Zellkern gelagert.

Verbreitung: In Gräben und Sümpfen Europas.

var. *triqueter* v. n. Taf. II, Fig. 27.

Ph. acuminata Stokes in DREZEPOLSKI (5), S. 229, ryc. 109.

Zellen etwas dreieckig, 25—30 μ lang, 20—21 μ breit. Hinterende plötzlich kurz und scharf zugespitzt. Membran längsgestreift. Rückenfalte fast bis zum Hinterende reichend. Paramylonkörner rundlich.

Verbreitung: Bisher nur aus Polen.

var. *Drezepolski* v. n.[1]). Taf. II, Fig. 28.

Tr. caudata var. *minor* Drezepolski (5), p. 266, fig. 107.

Zellen breit, eiförmig, mit etwas welligen Rändern,

---

1) Nach Prof. R. DREZEPOLSKI (Polen) benannt.

21—23,5 μ lang, 10—14 μ breit. Hinterende kurz und scharf zugespitzt. Membran längsgestreift.

Verbreitung: Nur aus Polen.

11. *Ph. Swirenko* sp. nov.[1]). Taf. II, Fig. 29.
Ph. triqueter (Ehrenb.) Duj. in SWIRENKO (29), p. 51, Tab. III, Fig. 12.

Zellen etwas kreisrund, tordiert, 40—48 μ lang, 31—34 μ breit. Endstachel kurz, schief. Membran längsgestreift. Geißel fast körperlang. 1 bis 2 große, ringförmige Paramylonkörner. Selten finden sich auch kleine, scheibenförmige Paramylonkörner.

Verbreitung: Bisher nur aus Rußland, in stehenden Gewässern.

12. *Ph. Lemmermannii* (Swirenko) nob. Taf. II, Fig. 30, 31.
Ph. alata Klebs var. *Lemmermannii* Swirenko (29), p. 53, Tab. III, Fig. 6—7; SKVORTZOW (19), S. 65; (22), S. 194.

Zellen oval, stark tordiert, 39—47 μ lang, 30—31 μ breit. Seiten verdickt mit längsverlaufender Furche. Die eine verdickte Seite gewöhnlich größer als die andere. Endstachel schief. Membran längsgestreift. 2 große, längliche Paramylonkörner, je 1 an jeder Seite wie bei *Phacus alata* Klebs. Selten findet man auch kleine Paramylonkörner. Augenfleck vorhanden. Kern rund, zentral gelagert, groß. Chromatophoren zahlreich.

Verbreitung: Bisher nur aus Rußland, Nordmandschurei, Südchina.

13. *Ph. pleuronectes* (O. F. M.) Duj. Taf. II, Fig. 32.
Hist. Nat. des Zoophytes, S. 336; STEIN (25), Taf. XIX, Fig. 58—66; KLEBS (11), S. 310; *Euglena pleuronectes* Ehrenberg Inf., S. III, Taf. VII, Fig. 12; LEMMERMANN (15), S. 512, Fig. 4; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 138, Fig. 236; SWIRENKO (29), p. 50, SKVORTZOW (19), S. 65; (22), S. 193; DREZEPOLSKI (5), p. 232, fig. 116.

Zellen schwach tordiert, breit-oval, 42—80 μ lang, 30—50 μ breit. Endstachel kurz, schief. Rückenfalte bis zur Zellmitte reichend. Membran längsgestreift. Geißel körperlang oder etwas länger. 1 bis 2 ringförmige Paramylonkörner. Oligosaprob bis katharob.

Verbreitung: In stehenden Gewässern, auch im Plankton.

---

1) Nach Prof. O. SWIRENKO (Odessa) benannt.

var. *marginata* var. nov. Taf. II, Fig. 33.
Ph. orbicularis Hübner in SWIRENKO (29), p. 54—55, Taf. III, Fig. 11.

Zellen schwach tordiert, breit-oval, 112 μ lang, 69 μ breit. Rückenfalte bis zum Hinterende reichend, mit einer Spalte neben dem Endstachel; sonst wie die typische Form.

Verbreitung: Rußland.

var. *Rotherti* Namyslowski. Taf. II, Fig. 34.
Studja Hydrobiologiczne, Poznan. 1921, S. 20, Fig. IIIA, a, c, b, d.

Zellen lang-oval, 24—33 μ lang, 15—21 μ breit. Rückenfalte sehr unbeständig. Endstachel sehr kurz, fast gerade.

Verbreitung: Bisher nur aus Polen.

var. *Swirenkiana* Skvortzow. Taf II, Fig. 35.
Zur Kenntnis der Mandschur. Flagellaten. Beihefte zum Bot. Centralbl. Bd. XLI, 1925, Abt. II, S. 313, Fig. 4 (nicht 3).

Zellen breit-oval, 40,7 μ lang, 23—24 μ breit. Endstachel spiralig gestreift. Seiten wellenförmig. Ein ringförmiges Paramylonkorn.

Verbreitung: Im Plankton einer Wasserpfütze in der Nordmandschurei.

var. *citriformis* Drezepolski. Taf. II, Fig. 36.
DREZEPOLSKI (6), p. 14, fig. 5; (5), p. 266, fig. 117.

Zellen oval, Hinter- und Vorderende verjüngt, 45—55 μ lang, 25—35 μ breit. Endstachel schief, 12—15 μ lang. Membran längsgestreift. 1 bis 2 ringförmige Paramylonkörner.

Verbreitung: Bisher nur aus Polen.

14. *Ph. caudata* Hübner. Taf. II, Fig. 37.
HÜBNER (10), S. 5, Fig. 5 der Tafel; LEMMERMANN (15), S. 512; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 138, Fig. 237; SWIRENKO (29), p. 49, Tab. III, Fig. 9; DREZEPOLSKI (5), p. 230, fig. 108.

Zellen etwas tordiert, oval, 31—50 μ lang, 15—25 μ breit. Endstachel kurz, gerade. Rückenfalte bis zum Hinterende reichend. Membran längsgestreift. Geißel körperlang. Ein größeres, ringförmiges Paramylonkorn vor dem Kern, ein kleineres nahe dem Endstachel[1]). Katharob bis schwach mesosaprob.

Verbreitung: In stehenden Gewässern, Europa, Rußland, Sibirien (Altai), Südchina, Shanghai, Tientsin.

---

1) D. SWIRENKO hat einige Zellen ohne großes Paramylonkorn beobachtet.

var. *tenuis* Swirenko. Taf. II, Fig. 38.
Etude Systematique et Geogr. sur les Euglenacees, p. 57, Tab. III, Fig. 17—18.

Zellen 37—43 μ lang, 21—23 μ breit. Endstachel lang, gerade. Chromatophoren zahlreich. Augenfleck vorhanden. Geißel körperlang. 1 bis 2 ringförmige Paramylonkörner und mehrere kleine.

Verbreitung: Rußland.

var. *undulata* Skvortzow. Taf. II, Fig. 39.
SKVORTZOW (22), S. 191, Fig. 7; *Ph. caudata* var. *volicensis* Drezepolski (5), p. 265, fig. 105.

Zellen an den Seiten mit welligen Rändern. 35—42 μ lang, 17—22 μ breit. Sonst wie die typische Form.

Verbreitung: Bisher nur aus Polen und Südchina.

var. *ovalis* Drezepolski. Taf. II, Fig. 40.
DREZEPOLSKI (5), p. 266, fig. 111.

Zellen lang-oval, 33—35 μ lang, 17,5—20 μ breit. Endstachel kurz, gerade; sonst wie die typische Form.

Verbreitung: Polen.

var. *polonica* Drezepolski. Taf. II, Fig. 41.
DREZEPOLSKI (5), p. 266, fig. 112.

Zellen lang-oval, 35—41 μ lang, 17—20 μ breit. Membran längsgestreift. 1 bis 2 größere Paramylonkörner.

Verbreitung: Polen.

15. *Ph. Skujae* sp. nov.[1]). Taf. II, Fig. 42.
Ph. pusilla Lemm. in DREZEPOLSKI (5), p. 233, ryc. 128; *Ph. pusilla* Lemm. in SKUJA, Vorarbeiten zu einer Algenflora von Lettland I, p. 40, Abb. 2, Fig. 8a—h.

Zellen verkehrt-eiförmig, 15—33 μ lang, 5—11 μ breit. Hinterende allmählich verjüngt. Endstachel sehr kurz, gerade. Membran längsgestreift. 1 bis 2 scheibenförmige Paramylonkörner.

Verbreitung: Latvia, Riga.

16. *Ph. Arnoldii* Swirenko. Taf. II, Fig. 43.
SWIRENKO, Etude Syst. et Geog. sur les Euglenacees, p. 56, 57, Tab. III, Fig. 1; SKVORTZOW (19), S. 65.

Zellen fast kreisrund, 80—98 μ lang, 68—72 μ breit. Membran spiralig gestreift, mit Spiralfalten. Endstachel kurz, gerade oder etwas gekrümmt. Rückenfalte S-förmig

---

1) Nach Dr. H. SKUJA (Riga) benannt.

gebogen. Chromatophoren zahlreich. Augenfleck vorhanden. 1 großes, ringförmiges Paramylonkorn und mehrere kleine. Geißel lang.

Verbreitung: Rußland, Nordmandschurei.

17. *Ph. Warszewiczii* Drezepolski. Taf. II, Fig. 44.
DREZEPOLSKI (6), p. 13, fig. 1; (5), p. 235, fig. 125.

Zellen tordiert, oval, 55 μ lang, 35 μ breit. Endstachel gerade. Rückenfalte mit dreieckigem Kiel. Membran längsgestreift. Geißel ?. 1 großes, ringförmiges Paramylonkorn.

Verbreitung: Polen.

18. *Phacus triqueter* (Ehrenb.) Duj. Taf. II, Fig. 45, 46.
Hist. Nat. des Zoophytes, S. 338; *Euglena triquetra* Ehrenb.; (7), S. 112, Taf. VII, Fig. 14; *Ph. pleuronectes* d *triquetra* Klebs; (11), S. 311; LEMMERMANN (15), S. 512; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 138, Fig. 239; SKUJA (26), p. 42, Abb. 2, Fig. 7a—b.

Zellen stark tordiert, oval, 37—55 μ lang, 30—35 μ breit und 17 μ dick. Endstachel kurz, schief. Rückenfalte kammartig, bis zum Hinterende reichend, mit Kiel. Membran längsgestreift. Geißel fast körperlang. 1 bis 2 ringförmige Paramylonkörner. Oligosaprob bis katharob.

Verbreitung: In stehenden Gewässern, Europa.

19. *Ph. Raciborskii* Drezepolski. Taf. II, Fig. 47.
DREZEPOLSKI (5), p. 266, fig. 113.

Zellen lang-oval, gebogen und tordiert, 35 μ lang, 10 μ breit. Hinterende allmählich verjüngt und zugespitzt. Membran längsgestreift. 1 bis 2 Paramylonkörner.

Verbreitung: Bisher nur aus Polen.

20. *Ph. brevicaudata* (Klebs) Lemm. Taf. II, Fig. 48.
LEMMERMANN Kryp. d. M. Brandenburg, S. 513, Fig. 12; *Ph. pleuronectes* β *brevicaudata* Klebs (11), S. 311; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 139, Fig. 232; SWIRENKO (29), p. 58, Tab. 1, Fig. 26; SKVORTZOW (19), S. 65; KOCZWARA (12), Tab. 1, Fig. 9.

Zellen verkehrt-eiförmig, 25—35 μ lang, 20—25 μ breit. Hinterende kurz kegelförmig, zugespitzt. Membran längsgestreift. Rückenfalte fast bis zum Hinterende reichend. Geißel körperlang. 1 ringförmiges Paramylonkorn. Katharob bis oligosaprob.

Verbreitung: In stehenden Gewässern. Europa, Rußland, Polen, Lettland, Nordmandschurei.

21. *Ph. pyrum* (Ehrenb.) Stein. Taf. II, Fig. 49.
Organismus III, 1, Taf. XIX, Fig. 51—54; KLEBS (11), S. 313; DANGEARD (2), S. 118—120, Fig. 33; *Euglena pyrum* Ehrenb. (7), S. 110, Taf. VII, Fig. 11; *Lepocinclis pyrum* Perty (18), S. 165, Taf. X, Fig. 8; LEMMERMANN (15), III, S. 515, Fig. 8; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 139, Fig. 245; SWIRENKO (29), p. 49, Tab. III, Fig. 22—27; SKVORTZOW (19), S. 65; (22), S. 193; DREZEPOLSKI (5), p. 233, ryc. 131; *Ph. setosa* France in DREZEPOLSKI (5), p. 234, ryc. 132 (1).

Zellen verkehrt-eiförmig, vorn etwas metabolisch, hinten in einen langen, geraden Stachel ausgezogen. 30—55 μ lang, 7—21 μ breit. Membran spiralig gestreift. Geißel körperlang. 2 große oder mehrere kleinere, seitlich gelegene, scheibenförmige Paramylonkörner. Oligosaprob bis katharob.

Verbreitung: In stehenden Gewässern. Europa, Rußland, Nordmandschurei, Sibirien (Amur), Südchina, Tientsin.

var. *longicauda* var. nov. Taf. II, Fig. 50.
Ph. pyrum (Ehrenb.) Stein in DREZEPOLSKI (5), p. 233, ryc. 131 (3).

Endstachel sehr lang; sonst wie die typische Form.

Verbreitung: Polen.

22. *Ph. costata* Conrad. Taf. II, Fig. 51.
In Algues . . . de Libau, Fig. 3, pag. 135.

Zellen verkehrt-eiförmig, hinten in einen langen, geraden Stachel ausgezogen, 20—30 μ lang, 10—16 μ breit. Membran mit stark hervortretenden, spiralig verlaufenden Rippen. Zwischen diesen Rippen ist die Membran gestrichelt. Kern am Hinterende. Paramylonkörner länglich, ringförmig.

Verbreitung: Latvia (Libau).

23. *Ph. striata* Francé. Taf. II, Fig. 52.
Protozoen des Balaton, S. 29—32, Fig. 21—24; LEMMERMANN (15), S. 515; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 141, Fig. 251; SWIRENKO (29), p. 55; (VII), S. 49.

Zellen eiförmig, seltener verkehrt-eiförmig, 20—32 μ lang, 4—14 μ breit. Endstachel $^1/_2$—$^1/_3$ körperlang, gerade, an der Basis zuweilen angeschwollen, scharf abgesetzt. Membran spiralig gestreift. Geißel kaum körperlang. Katharob.

Verbreitung: Bisher nur aus Ungarn (Balaton), Rußland, Nordmandschurei.

24. *Ph. pekinensis* Skvortzow. Taf. II, Fig. 53.
In „Über Süßwasseralgen d. Umgeg. v. Peking“. Arch. f. Hydrobiol., Bd. XVI, 1925, S. 337, Fig. 2.
Zellen oval, 38,8—48 μ lang, 14,8—18 μ breit, vorn abgerundet. Hinterende allmählich verjüngt und zugespitzt. Geißel $1\frac{1}{2}$mal so lang wie der Zellkörper. Membran spiralig gestreift. Chromatophoren scheibenförmig, wandständig. Paramylonkörner zahlreich, kugelig oder oblong.
Verbreitung: Bisher nur aus Peking, China.

25. *Ph. setosa* Francé. Taf. II, Fig. 54.
Protozoen des Balaton, S. 28—29, Fig. 30; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 139, Fig. 249; LEMMERMANN (15), S. 515.
Zellen breit-oval, 30—31 μ lang, vorn ausgerundet. Endstachel körperlang, gerade, scharf abgesetzt. Membran spiralig gestreift. Paramylonkörner zahlreich, kugelig bis zylindrisch. Katharob.
Verbreitung: Bisher nur aus Ungarn (Balaton).

var. *crenata* Skvortzow. Taf. II, Fig. 55.
Zur Kenntnis der mandschurischen Flagellaten, Beihefte zum Bot. Centralbl., Bd. XLI (1925), Abt. II, S. 313, Fig. 3 (nicht 4); *Ph. setosa* Francé in DREZEPOLSKI (5), p. 234, ryc. 132 (2).
Zellen breit-oval, 30—55,5 μ lang, 17,5—26 μ breit, vorn ausgerundet. Endstachel 12—19 μ lang, gerade, scharf abgesetzt. Membran spiralig gestreift, wellenförmig. Zwei ringförmige Paramylonkörner.
Verbreitung: Im Plankton einer Wasserpfütze; Polen, Nordmandschurei.

var. *polonica* var. nov. Taf. II, Fig. 56.
Ph. setosa Francé in DREZEPOLSKI (5), p. 234, ryc. 132 (2).
Zellen 30—42 μ lang, 17,5—20 μ breit. Vorn etwas verjüngt. Paramylonkörner oval, zahlreich.
Verbreitung: Polen.

26. *Ph. Nordstedtii* Lemm. Taf. II, Fig. 57.
Arkiv. f. Botanik, Bd. II, Nr. 2, S. 124, Taf. I, Fig. 21; LEMMERMANN (15), S. 515—516, Fig. 21; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 139, Fig. 244; SKVORTZOW (19), S. 65; (22), S. 190.
Zellen quer-oval, 53 μ lang, 29 μ breit. Endstachel körperlang, gerade, scharf abgesetzt. Protoplast ei- bis spindelförmig. Membran flügelartig abstehend, mit tiefen

Spiralfalten. Geißel körperlang. Paramylonkörner nicht bekannt. Katharob.

Verbreitung: Bisher aus Schweden, Böhmen, Kleinasien, Nordmandschurei, Tientsin.

27. *Ph. aenigmatica* Drezepolski. Taf. II, Fig. 58.
DREZEPOLSKI (6), p. 14, fig. 4, 4a; (II), p. 229, fig. 126; SKUJA (26), p. 39, fig. 5a—e.

Zellen verkehrt-eiförmig, 22—32 μ lang, 9—15 μ breit. Hinterende allmählich verjüngt, scharf abgesetzt und zugespitzt, 5—7,5 μ lang. Membran spiralig gestreift. 3 große Paramylonkörner.

Verbreitung: Polen, Lettland.

28. *Ph. hispidula* (Eichwald) Lemm. Taf. II, Fig. 59.
LEMMERMANN, Arkiv. f. Botanik, Bd. II, Nr. 2; *Chloropeltis hispidula* Stein l. c., Taf. XIX, Fig. 41, 43, 44; *Euglena hispidula* Eichwald; LEMMERMANN (15), S. 516; PASCHER und LEMMERMANN, S. 139, Fig. 242; SWIRENKO (29), S. 55.

Zellen oval, mit kurzer röhrenförmiger Geißelöffnung, 30—35 μ lang, 18—33 μ breit. Endstachel kurz, gerade. Membran längsgestreift. Streifen fein bestachelt. Geißel körperlang. Paramylonkörner stäbchen- bis scheibenförmig. Katharob bis oligosaprob.

Verbreitung: In stehenden Gewässern. Europa, Rußland.

var. *Steinii* Lemm.
LEMMERMANN, Kryp. d. Mark Brandenburg, S. 516; *Chloropeltis hispidula* Stein pr. p. l. c., Fig. 42; SKVORTZOW (19), S. 65.

Zellen breit-oval, mit längerem schiefen Endstachel; sonst wie die typische Form.

Verbreitung: In Gräben und Teichen. Europa, Nordmandschurei.

29. *Ph. suecica* Lemm. Taf. II, Fig. 60.
LEMMERMANN (14), S. 125, Taf. 1, Fig. 15; (15), S. 516; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 139, Fig. 241; SKUJA (26), p. 42, Abb. 2, Fig. 6a—e.

Zellen breit-oval, 34 μ lang, 20—21 μ breit. Endstachel etwas schief. Membranstreifen längsverlaufend, mit feinen Warzen besetzt. Geißel ca. körperlang, von einem Membrankegel entspringend. Paramylonkörner klein, rundlich oder länglich. Katharob.

Verbreitung: Bisher nur aus Schweden in einem Gartenteich und aus dem südlichen Böhmerwald und Lettland.

30. *Ph. spirogyra* Drezepolski. Taf. II, Fig. 61.
DREZEPOLSKI (5), p. 267, fig. 130.
Zellen breit-oval, abgerundet, zuweilen etwas spiralig gedreht und verjüngt, 45 μ lang, 32 μ breit; mit gerader Endspitze, 10 μ lang. Membran mit längsverlaufenden Höckerreihen. Membran längsgestreift. 2 ringförmige Paramylonkörner.
Verbreitung: Bisher nur aus Polen. Eine unsichere Art.

31. *Ph. monilata* Stokes. Taf. II, Fig. 62.
Journ. of the Roy Micr. Soc. 1887; (28), S. 91, Taf. 1, Fig. 30; LEMMERMANN (15), S. 516; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 139, Fig. 243.
Zellen fast kreisrund, hinten in einen kurzen, geraden Stachel ausgezogen, ca. 39 μ lang. Membran dicht mit kegelförmigen Warzen besetzt. Geißel fast körperlang, von einem Membrankegel entspringend. Paramylonkörner? Katharob?
Verbreitung: Bisher nur aus Nordamerika, in Teichen.

32. *Ph. oscillans* Klebs. Taf. II, Fig. 63.
Unters. aus d. bot. Inst. zu Tübingen I, S. 313, Taf. III, fig. 6; LEMMERMANN (15), S. 514; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 141, Fig. 225; SWIRENKO (29), p. 56, Tab. III, Fig. 5; SKVORTZOW (22), S. 190; (25), S. 313; DREZEPOLSKI (5), p. 232, ryc. 127.
Zellen verkehrt-eiförmig, 17—30 μ lang, 5—11 μ breit. Hinterende allmählich verjüngt, scharf abgesetzt. Seitenränder nach der konkaven Bauchfläche zu eingerollt, an der einen Seite vorn, an der anderen hinten am stärksten. Membran spiraliggestreift. Geißel ca. körperlang. 1 bis 2 große, scheibenförmige Paramylonkörner. Katharob.
Verbreitung: In stehenden Gewässern. Europa, Polen, Rußland, Südchina, Tientsin (Nordchina), Nordmandschurei.

var. *curta* var. nov. Taf. II, Fig. 64.
Ph. granum Drezepolski (5), p. 266, fig. 119.
Zellen verkehrt-eiförmig, flach, 18—20 μ lang, 7,5—8 μ breit. Hinterende verjüngt und abgerundet. 2 große Paramylonkörner. Membran spiralig gestreift.
Verbreitung: Polen.

33. *Ph. clavata* Dangeard. Taf. II, Fig. 65.
Le Botaniste VIII, ser., S. 126, Fig. 37; LEMMERMANN (15), S. 514, Fig. 10; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 141, Fig. 255.

Zellen kegelförmig. Hinterende allmählich verjüngt. Größe ?. Membran spiralig gestreift. Geißel ca. $^2/_3$ körperlang. 2 ringförmige oder mehrere stäbchenförmige Paramylonkörner. Katharob?

Verbreitung: Bisher nur aus Frankreich.

34. *Ph. parvula* Klebs. Taf. II, Fig. 66.

Unters. aus d. bot. Inst. zu Tübingen I, S. 313, Taf. III, Fig. 5; DANGEARD (3), S. 125, Fig. 36, A—B; LEMMERMANN (15), S. 514, Fig. 11; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 141, Fig. 227; SWIRENKO (29), p. 55; SKVORTZOW (19), S. 65; (22) S. 193.

Zellen verkehrt-eiförmig, 17—30 μ lang, 7—11 μ breit. Hinterende kurz zugespitzt. Membran spiralig gestreift. Geißel ca. körperlang. 1 ringförmiges Paramylonkorn. Katharob.

Verbreitung: In stehenden Gewässern. Europa, Rußland, Nordmandschurei, Südchina.

35. *Ph. pusilla* Lemm. Taf. II, Fig. 67.

Kryp. d. Mark Brandenburg (III), S. 514; *Ph. alata* Klebs (II), S. 6, Fig. 7a—b der Tafel; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 141, Fig. 223; SWIRENKO (29), p. 53.

Zellen lang-oval, 18—20 μ lang, 7—7,5 μ breit, jederseits mit flügelartiger Verdickung. Hinterende kurz zugespitzt. Membran spiralig gestreift. Geißel ½ körperlang. 2 ringförmige Paramylonkörner. Katharob.

Verbreitung: In stehenden Gewässern. Europa, Rußland, Lettland.

36. *Ph. agilis* Skuja. Taf. II, Fig. 68, 74.

SKUJA (26), p. 39, fig. 4a—g.

Zellen oval, etwas abgeplattet, kaffeebohnenförmig, 13—17 μ lang, 8—11 μ breit. Vorder- und Hinterende etwas verjüngt. Membran längsgestreift, mit einer Rückenfurche. Geißel körperlang. Augenfleck vorhanden, lang. 2 große, uhrglasförmige, zu beiden Seiten liegende Paramylonkörner.

Verbreitung: Lettland, Plankton.

37. *Ph. Wettsteini* Drezepolski. Taf. II, Fig. 69.

DREZEPOLSKI (5), p. 267, fig. 122.

Zellen lang-oval, abgerundet, 17 μ lang, 8,5 μ breit. Hinterende verjüngt und abgerundet. Membran spiralig gestreift. Rückenfalte bis zum Hinterende reichend. 2 Paramylonkörner.

Verbreitung: Bisher nur aus Polen.

38. *Ph. Dangeardii* Lemm. Taf. II, Fig. 70.
LEMMERMANN, Kryp. d. M. Brandenburg III, S. 513; *Ph. pleuronectes* Dang. pr. p. l. c., S. 113, Fig. 30, H., L.; PASCHER und LEMMERMANN (17), S. 142, Fig. 247.
Zellen lang-oval, mit abgerundeten Enden. Hinterende zuweilen verjüngt. Membran spiralig gestreift. Geißel körperlang. 1 ringförmiges Paramylonkorn. Katharob.
Verbreitung: Bisher nur aus Frankreich.

39. *Ph. oblonga* sp. nov. Taf. II, Fig. 71.
Ph. Dangeardii Lemm. in DREZEPOLSKI (5), p. 231, ryc. 129.
Zellen lang-oval, 20—23 μ lang, 10—10,5 μ breit, mit abgerundeten Enden. Vorderende verjüngt. Membran spiralig gestreift. 1 ringförmiges Paramylonkorn.
Verbreitung: Bisher nur aus Polen.

40. *Ph. Stokesii* Lemm. Taf. II, Fig. 72.
LEMMERMANN, Arkiv. f. Botanik, Bd. II; *Cyclanura orbiculata* Stokes, Ann. and Mag. of Nat. Hist. 1886; (28), S. 89, Taf. 1, Fig. 27; LEMMERMANN (15), S. 518, Fig. 9 (S. 483); PASCHER und LEMMERMANN, S. 139, Fig. 231; SKVORTZOW (25), S. 313; DREZEPOLSKI (5), p. 235, ryc. 121.
Zellen breit-oval oder fast kreisrund, ca. 46 μ lang. Rückenfalte fast bis zum Hinterende reichend. Membran längsgestreift. Geißel körperlang. 1 rundes Paramylonkorn im Hinterende. Katharob?
Verbreitung: Bisher nur aus Nordamerika, Polen und der Nordmandschurei.

Literaturverzeichnis.

1. CONRAD, W.: Algues, schizophycées et flagellates recoltés par M. W. RECKERT aux environs de Libau. Annales de Biologie lacustre. T. VII, 1914—1915, p. 126—152.
2. DANGEARD, P. A.: Recherches sur les Cryptomonadineae et les Euglenae. Le Botaniste I. 1889.
3. —, — —: Recherches sur les Eugleniens (l. c. VIII, 1902).
4. DUJARDIN, F.: Histoire naturelle des Zoophytes. Paris, 1841.
5. DREZEPOLSKI, R.: Supplement à la connaissance des Eugleniens de la Pologne. Kosmos, vol. 50, Fasc. 1, A., 1925.
6. —, —: De Eugleninis se ipsis sustinentibus ex collectione facta a dr. J. GROCHMALICKI in Podlachia et Lithuania. Rozpr. i Wiad. z. Muz. im Dzied. T. VII—VIII, 1921/1922.
7. EHRENBERG, CHR. G.: Infusionsthiere als vollkommene Organismen. Berlin und Leipzig, 1838.
8. —, — —: Über die Entwickelung und Lebensdauer der Infusionsthiere; nebst ferneren Beiträgen zu einer Vergleichung ihrer organischen Systeme. Phys. Abhandl., 1831.

9. FRANCÉ, R.: Die Protozoen der Balaton.
10. HÜBNER: Englenaceen-Flora von Stralsund. Ostern, 1886.
11. KLEBS, G.: Über die Organisation einiger Flagellatengruppen. Unters. aus d. bot. Inst. zu Tübingen. Bd. 1.
12. KOCZWARA, M.: Phytoplankton Stawow dobrostanskich. Kosmos, 40, 1915, S. 213–275.
13. LEMMERMANN, E.: Beiträge zur Kenntnis der Planktonalgen. XII. Notizen über einige Schwebealgen. Ber. d. deutsch. Bot. Ges., 1901.
14. —, —: Das Plankton schwedischer Gewässer. Archiv f. Bot., Bd. 11, Nr. 2.
15. —, —: Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. Algen I. Leipzig, 1910.
16. NAMYSLOWSKI: Studja Hydrobiologiczne. Poznan, 1921.
17. PASCHER, A., und LEMMERMANN, E.: Die Süßwasser-Flora Deutschl., Österr. u. d. Schweiz. Heft 2, Flagellatae II, Jena, 1913.
18. PERTY, M.: Zur Kenntnis kleinster Lebensformen. Bern, 1852.
19. SKVORTZOW, B. W.: Über Flagellata aus Mandschurei. I. Teil. Jour. Microbiol. Vol. IV, 1917, Petrograd.
20. —, — —: The Freshwater Algae from the Ponds of South China. Jour. Asiat. Soc. Shanghai. Vol. L, 1919.
21. —, — —: On the Phytoplankton from the Ponds of Tientsin (l. c. Vol. LIII, 1922).
22. —, — —: On the winter Phytoplankton of the Fishponds of Foochow (l. c. Vol. LIII, 1922).
23. —, — —: Über einige Süßwasseralgen aus der Nordmandschurei, im Jahre 1916 gesammelt. Archiv f. Hydrobiol., Bd. XVI, Heft 3, 1926.
24. —, — —: Über einige Süßwasseralgen der Umgegend von Peking (China). Archiv f. Hydrobiol., Bd. XVI, 1925, S. 337–340.
25. —, — —: Zur Kenntnis der Mandschurischen Flagellaten. Beihefte zum Bot. Centralbl., Bd. XLI, 1925.
26. SKUJA, H.: Vorarbeiten zu einer Algenflora von Lettland. I. — Acta Horti Bot. Univ. Latviensis 1, 1926.
27. STEIN, F.: Der Organismus der Infusionsthiere. III. Teil, 1. Hälfte, Leipzig, 1878.
28. STOKES, A.: A preliminary contribution toward a history of the Fresh-water Infusoria of the United States. Journ. of the Trenton Nat. His. Soc., Vol. 1, No. 3, 1888.
29. SWIRENKO, D. O.: Material pour servir à l'etude des algues de la Russie. Etude systematique et geographique sur les Euglenacées. Traveaux de l'Inst. Bot. de l'Univers. de Kharkoff, No. 26, 1915, Pg. 1–84, Pl. 1–3.
30. WORONICHIN, N. N.: Allgae nonnullae novae e Caucaso III, Notulae sytem. ex Inst. Crypt. Horti Bot. Petropolitani, Vol. II, No. 9, 1923.

Figurenerklärung zu Tafel II.

1. *Phacus Morii* sp. nov.
2. *Phacus Morii* sp. nov. var. *insecta* (Kocz.) nob.
3. *Ph. anaceolus* Stokes.
4, 5. *Ph. anaceolus* Stokes var. *undulata* var. nov.
6. *Ph. anaceolus* Stokes var. *subundulata* var. nov.
7, 8. *Ph. Mayersii* Skvortzow.
9, 10. *Ph. torta* (Lemm.) nob.
11. *Ph. torta* (Lemm.) nob. var. *tortuosa* var. nov.

12. *Ph. longicauda* (Ehrenb.) Dujardin.
13. *Ph. longicauda* (Ehrenb.) Dujardin var. *major* Swirenko.
14. *Ph. longicauda* (Ehrenb.) Dujardin var. *ovata* Skvortzow.
15. *Ph. longicauda* (Ehrenb.) Dujardin var. *brevicaudata* Skvortzow.
16. *Ph. Rostafinskii* Drezepolski.
17, 18. *Ph. alata* Klebs.
19. *Ph. alata* Klebs var. *latviensis* var. nov.
20. *Ph. orbicularis* Hübner.
21. *Ph. orbicularis* Hübner var. *caudata* var. nov.
22. *Ph. orbicularis* Hübner var. *Zmudae* Namyslowski.
23. *Ph. curvicauda* Swirenko.
24. *Ph. acuminata* Stokes.
25, 26. *Ph. acuminata* Stokes var. *variabilis* Lemm.
27. *Ph. acuminata* Stokes var. *triqueter* var. nov.
28. *Ph. acuminata* Stokes var. Drezepolski var. nov.
29. *Ph. Swirenko* sp. nov.
30, 31. *Ph. Lemmermannii* (Swir.) nob.
32. *Ph. pleuronectes* (O. F. M.) Duj.
33. *Ph. pleuronectes* (O. F. M.) Duj. var. *marginata* var. nov.
34. *Ph. pleuronectes* (O. F. M.) Duj. var. *Rotherti* Namyslowski.
35. *Ph. pleuronectes* (O. F. M.) Duj. var. *Swirenkiana* Skvortzow.
36. *Ph. pleuronectes* (O. F. M.) Duj. var. *citriformis* Drezepolski.
37. *Ph. caudata* Hübner.
38. *Ph. caudata* Hübner var. *tenuis* Swirenko.
39. *Ph. caudata* Hübner var. *undulata* Skvortzow.
40. *Ph. caudata* Hübner var. *ovalis* Drezepolski.
41. *Ph. caudata* Hübner var. *polonica* Drezepolski.
42. *Ph. Skujae* sp. nov.
43. *Ph. Arnoldii* Swirenko.
44. *Ph. Warszewiczii* Drezepolski.
45, 46. *Ph. triquiter* (Ehrenb.) Duj.
47. *Ph. Raciborskii* Drezepolski.
48. *Ph. brevicaudata* (Klebs) Lemm.
49. *Ph. pyrum* (Ehrenb.) Stein.
50. *Ph. pyrum* (Ehrenb.) Stein var. *longicauda* var. nov.
51. *Ph. costata* Conrad.
52. *Ph. striata* Francé.
53. *Ph. pekinensis* Skvortzow.
54. *Ph. setosa* Francé.
55. *Ph. setosa* Francé var. *crenata* Skvortzow.
56. *Ph. setosa* Francé var. *polonica* var. nov.
57. *Ph. Nordstedtii* Lemm.
58. *Ph. aenigmatica* Drezepolski.
59. *Ph. hispidula* (Eichwald) Lemm.
60. *Ph. suecica* Lemm.
61. *Ph. spirogyra* Drezepolski.
62. *Ph. monilata* Stokes.
63. *Ph. oscillans* Klebs.
64. *Ph. oscillans* Klebs var. *curta* var. nov.
65. *Ph. clavata* Dangeard.
66. *Ph. parvula* Klebs.
67. *Ph. pusilla* Lemm.
68. *Ph. agilis* Skuja.
69. *Ph. Wettsteini* Drezepolski.
70. *Ph. Dangeardii* Lemm.
71. *Ph. oblonga* sp. nov.
72. *Ph. Stokesii* Lemm.
73. *Ph. alata* Klebs var. *latviensis* var. nov.
74. *Ph. agilis* Skuja.

10. W. G. Alexandrov: Über die Assimilations- und Transpirationsarbeit der Blätter der wichtigsten Kachetinischen Weinsorten.

(Eingegangen am 23. Dezember 1927. Vorgetragen in der Dezembersitzung.)

Im Zusammenhang mit dem Studium der in Grusien wachsenden Weinstöcke örtlichen Ursprungs wurde vom Physiologischen Laboratorium des Tifliser Botanischen Gartens eine Untersuchung der Assimilations- und Transpirationseigenschaften der Blätter derselben vorgenommen. Die Untersuchung der Weinhauptsorten Kachetiens: *Saperavi*, *Rkaziteli* und *Mzwane* fand im Sommer des Jahres 1926 statt. *Saperavi* gibt roten Wein, die andern beiden Sorten weißen. Gearbeitet wurde mit ungepfropften Weinstöcken, die auf eigenem Wurzelbestande in dem Weingarten der Kachetiner Versuchsstation für Weinzucht und Weinbereitung heranwuchsen. In letzter Zeit hat sich in Kachetien, der Heimat obengenannter Weinstöcke, die Phylloxera stark verbreitet. Ungepfropfte, gesunde Stauden waren wenig geblieben, eine ungeheure Menge Weingärten mit ungepfropften Weinstöcken kam um. Jetzt macht man sich an die Wiederherstellung der Weingärten durch Ableger amerikanischer Weinstöcke. Zu unseren Untersuchungen wählten wir dem Äußern nach völlig gesunde, reichlich fruchttragende Weinstöcke mit gut entwickelten Blättern. Natürlich hatte die Phylloxera sicherlich auch die Wurzeln dieser Weinstöcke befallen, jedoch war es ihr nicht gelungen, sie stark zu beschädigen.

Unsere Forschungen können in zwei Teile geteilt werden. Der erste: Erforschung der Assimilationsarbeit der Blätter durch eine Variante der J. SACHSschen Methode. Der zweite Teil: Erforschung der Transpirationsfähigkeit der Blätter.

Zur Feststellung der Assimilationsintensität bedienten wir uns der Hälftenmethode von SACHS. Vor Sonnenaufgang (um 6 Uhr) wurden die Blätter der 1., 3., 6., 9. und 12. Etagen halbiert. Die Hälfte mit der Hauptader blieb auf dem Sprößling. Die abgeschnittenen Hälften brachte man ins Laboratorium und legte sie 15 Minuten in Wasser. Darauf wurden mit Korkbohrern verschiedener Größe (im Durchmesser von 12, 45 und 120 Millimeter) Scheiben von jeder Hälfte ausgeschnitten. Starke Adern ließ man unberührt. Die Scheiben wurden dann in Papierumschlägen mit

entsprechenden Aufschriften bei 100 ° C. im Verlauf von 6 Stunden getrocknet. Nach Verlauf von 4 Stunden (um 10 Uhr) wurden die zweiten Hälften (mit der Hauptader) abgeschnitten und ebenso wie die ersten bearbeitet. Dasselbe wiederholte sich in der 14. und 18. Stunde, d. h. in der 14. Stunde nahm man die ersten Hälften und in der 18. Stunde die zweiten. Indem wir das Material im Laufe des Sommertages, mit einer Unterbrechung von vier Stunden, zweimal täglich sammelten, waren wir bemüht, die Assimilationsintensität der Weinrebenblätter für verschiedene Tagesperioden festzustellen. Spezielle Versuche zur Feststellung der Größe des Assimilatenabganges aus den Blättern wurden von uns nicht vorgenommen. Unsere Versuche tragen einen vergleichenden Charakter. Außerdem kann natürlich die von SACHS empfohlene Bestimmung des Assimilatenabganges keine wirkliche Vorstellung von der wahren Größe dieses Prozesses geben. Unsere mikroskopischen Untersuchungen überzeugten uns davon, daß zwischen 4 und 8 Uhr Stärke in den Blättern stets nur in minimaler Quantität, dagegen zwischen der 14. und 18. Stunde in maximaler Menge vorzukommen pflegt. Ein merklicher Abgang derselben findet bei Sonnenuntergang statt. Den Stärkeabgang in der Tageszwischenzeit durch einfache Wägemanipulationen zu bestimmen, ist unmöglich.

Nach Beendigung der Versuche wurde das gesammelte Material nochmals in tarierten Gläsern mit eingeschliffenen Deckeln im Verlaufe von 6 Stunden bei 110 ° C. getrocknet. Nach endgültigem Austrocknen wurden die Blattscheiben gewogen und nach dem Flächeninhalt derselben für jede Hälfte die Gewichtsgröße eines Quadratdezimeters im getrockneten Zustande in Milligrammen festgestellt. Die Gewichtsdifferenz eines Quadratdezimeters der Hälften, die um 6 und 10 Uhr wie auch um 14 und 18 Uhr genommen wurden, also zu verschiedener Tageszeit nach der Exposition, gab uns Material zum Vergleich der Assimilationskraft der Grundsortenblätter Kachetiens.

Die Versuche wurden in der Zeit vom 15. IX. bis zum 12. X. des Jahres 1926 ausgeführt mit Unterbrechungen von 14 Tagen zwischen jedem Versuch. Gehen wir jetzt zur Beschreibung des Versuchsergebnisses über. Die Versuche wurden an Weinstöcken im Weingarten der Kachetiner Versuchsstation gemacht. In den oben angeführten Zeitpunkten wurden immer Hälften zweier Schößlinge zur Kontrolle gesammelt. In den Tabellen werden die Mittel aus den Ergebnissen angeführt, die von gleichnamigen Blättern zweier Schößlinge erhalten wurden. Versuche zur Berechnung der Assimilationsarbeit wurden nicht nur an normalen Schößlingen aus-

geführt, die sich als Resultat der Beschneidung der Weinstöcke ergaben, sondern auch an seitlichen, die sich aus den Blattachseln normaler Schößlinge während des Sommers entwickelten. Diese Schößlinge, die gewöhnlich von den Winzern abgerissen werden („*passynkowanie*"), tragen auch die Benennung „Stiefkinder".

Die Feststellung der Assimilation der Stiefkinder bietet einiges Interesse zur Begründung der Zweckmäßigkeit ihrer Entfernung.

Tabelle I. Assimilation der Blätter. — Normale Schößlinge.

	5. IX.				22 IX.				7. X.			
	Sap.		*Rka.*		*Sap.*		*Rka.*		*Sap.*		*Rka.*	
Et.	a.	p.	a.	p.	a.	p.	a.	p.	a.	p.	a.	p.
1.	54.	83.	39.	54.	66.	77.	92.	95.	—	50	89.	101.
3.	66.	54.	—14.	74.	—35.	—27.	77.	7.	87.	95.	111.	73.
6.	42.	27.	56.	65.	—26.	19.	62.	—25.	35.	87.	104.	89.
9.	72.	18.	46.	52.	22.	—29.	75.	74.	44.	57.	134.	89.
12.	36.	13.	51.	54.	33.	8.	75.	46.	79.	17.	63.	32.
Mittl.	54.	39.	36.	60.	12.	10.	76.	39.	61.	61.	100.	77.

In der ersten Rubrik unserer Tabelle „Et" ist die Etagenlage der Blätter auf den Schößlingen angezeigt, die von der Basis bis zur Spitze zu zählen ist. In den folgenden Rubriken wird für jeden Beobachtungstag und für jede der beiden Sorten, *Saperavi* und *Rkaziteli*, die Gewichtsvergrößerung des Blattes nach der Exposition in Milligrammen auf einen Quadratdezimeter der Blattoberfläche angeführt: „a" für den Zeitraum von 6—10 Uhr, „p" für den von 14—18 Uhr. In der unteren Zeile sind die mittleren Gewichtsvergrößerungen der Blattoberflächeneinheit für alle fünf Etagen untergebracht.

Zur Feststellung der Assimilationsintensität entschied man sich für die beiden Sorten *Saperavi und Rkaziteli*, die sich nach anatomischer Untersuchung der Blätter der Grundsorten Kachetiens unbedingt von einander unterscheiden (1). Es wurde festgestellt, daß das Assimilationsgewebe bei *Rkaziteli* kräftiger entwickelt ist. Diese Sorte wurde in der Praxis der Weinzucht als besonders vorteilhaft festgestellt. Jedoch auch *Saperavi* stellt eine sehr wertvolle Sorte Kachetiens dar. Wie man aus Tabelle I ersieht, arbeiten die Blätter von *Rkaziteli* unter den gleichen Bedingungen energischer, als die von *Saperavi*. Die Mittel der Gewichtsvergrößerungen für alle drei Versuchsperioden bilden für *Saperavi* in der ersten Tageshälfte 42 mg, in der zweiten 37 mg, für *Rkaziteli* entsprechend 71 und 59 mg. In der zweiten Tageshälfte ist die Assimilation für beide Sorten eine schwächere. Nach Beobachtungen

von Assimilatenanhäufung, die die Intensität des Prozesses beschränken. Es ist möglich, daß durch schnelles Abführen der Assimilate eine energischere Assimilation in der letzten Periode (7. X.) einsetzte und, als ein verstärktes Reifen der Reben stattfand, der Zufluß der Assimilate zu ihnen aus den Blättern erfolgte. Beobachtungen von ALEXANDROV und MAKAREVSKAJA (3) zeigten tatsächlich einen sehr schwachen Stärkeinhalt in den Plastiden der Blätter während der Reifeperiode der Beeren, da bekanntlich zu dieser Zeit in ihnen eine verstärkte Anhäufung von Kohlehydraten stattfindet. Interessant ist, daß auch die Lufttemperatur und die Stundenzahl des Sonnenscheins am 5. September höher waren als am 7. Oktober: 5. IX. T. 15,9 ° C., Sonnenschein 8,4 St.; 7. X. T. 9,4 ° C., Sonnenschein 5,1 St. Jedoch war die Luftfeuchtigkeit im September bedeutend größer. In der ersten Periode war die relative Feuchtigkeit gleich 75, in der zweiten 54. Es ist möglich, daß außer dem Einflusse des verstärkten Reifens der Beeren auch die Trockenheit der Luft wohltätig auf die Energieerhöhung der Assimilation wirkte. Nach MOLISCH (4) ruft der relative Wassermangel im Blatte eine leichtere Mobilisation der im Wasser nicht löslichen Kohlehydrate (Stärke) hervor. Die Plastiden werden befreit und beginnen in verstärktem Maße aufs neue Stärke anzuhäufen. Befremdend wirkt die Geringfügigkeit der Assimilation bei *Sapravi* am 22. September, obgleich die meteorologischen Bedingungen keinen wesentlichen Unterschied von denen des 5. IX. ergaben. Die Temperatur der Luft war 16,9 ° C., die Stundenzahl der Sonnenstrahlung 10, die relative Feuchtigkeit 71. Da die Blätter von *Rkaziteli* am 22. IX. energischer assimilierten als am 5. IX., so bleibt nur übrig anzunehmen, daß, ungeachtet der sorgfältigen Auswahl, die am 22. IX. zum Versuch gewählte Staude *Saperavi* krank war. Es muß bemerkt werden, daß die Stauden *Saperavi* besonders stark von Phylloxera befallen wurden. Möglich sind jedoch auch andere Vermutungen.

Wir gehen nun zur Betrachtung der „Stiefkinderblätter“ über.

Tabelle 2. Assimilation der Blätter „Stiefkinder“.

Et.	5. IX.				24. IX.				12. X.			
	Sap.		*Rka.*		*Sap.*		*Rka.*		*Sap.*		*Rka.*	
Et.	a.	p.	a.	p.	a.	p.	a.	p.	a.	p.	a.	p.
1.	10.	3.	1.	—.	—4.	4.	—3.	11.	0.	10.	—2.	—1.
3.	3.	6.	13.	8.	—3.	—4.	10.	6.	8.	9.	—2.	—2.
5.	7.	0.	10.	3.	—4.	—5.	0.	7.	3.	4.	1.	—2.
7.	10.	1.	7.	2.	0.	—1.	2.	7.	0.	8.	10.	1.
Mittel	8.	3.	8.	4.	—3.	—2.	2.	8.	3.	8.	2.	—2.

Am Tage nach dem 22. IX. offenbarten auch die Blätter der Stiefkinder „*Saperavi*" eine viel schwächere Assimilation. *Saperavi* reift merklich schneller als *Rkaziteli* (ungefähr eine Woche im Weingarten der Versuchsstation). Deshalb wurde auch die unbedingt schwache Assimilatenanhäufung in den Blättern *Saperavi* Ende September durch eine energische Evakuation derselben in die Beeren, welche sich zu der Zeit in der Periode einer verstärkten Ansammlung von Kohlehydraten befanden, hervorgerufen. Dieses Zusammentreffen der Ergebnisse der normalen Schößlinge mit dem der Stiefkinder und dabei an verschiedenen Tagen bestätigt unsere Vermutung. Es muß hier der Umstand besonders betont werden, daß die durch die SACHSsche Methode erhaltenen Resultate eine durchaus relative Bedeutung haben können und, wenn man den Vegetationszustand der Pflanze nicht in Erwägung zieht, zu unrealen Folgerungen führen müssen. Am 24. IX. war überhaupt auch ein Faktor vorhanden, der die Assimilation abschwächte, nämlich trübes Wetter in der ersten Tageshälfte. Temperatur und relative Feuchtigkeit waren hoch, 14,4 ° C. und 81.

Beim Betrachten der Tabelle 2 fällt uns die geringe Gewichtsvergrößerung der Stiefkinderblätteroberfläche im Vergleich zu der der normalen Schößlinge auf. Hieraus könnte man den Schluß einer überaus schwachen Assimilationsfähigkeit der Stiefkinder ziehen; eine sorgfältigere Bearbeitung des Materials zeigt etwas anderes.

Vor allem muß die Aufmerksamkeit darauf gerichtet werden, daß die Blätter der Stiefkinder überaus zart und dünn sind im Vergleich zu denen der normalen Schößlinge. So ist das mittlere Gewicht eines Quadratdezimeters der Stiefkinderblätter um 6 Uhr morgens, d. h. in dem Augenblicke, als die Blätter besonders stärkearm waren, für alle drei Versuchsperioden ein gleiches, bei *Saperavi* 40 mg, bei *Rkaziteli* 38 mg. Die Blätter der normalen Schößlinge wiegen: bei *Saperavi* — 575 mg, bei *Rkaziteli* — 589 mg. Folglich ist das Gewicht der Stiefkinderblätter fast gleich, dagegen sind bei normalen Schößlingen die Blätter von *Rkaziteli* schwerer als die von *Saperavi.* Die angeführte Größe bezieht sich nur auf den fleischigen Teil des Blattes ohne irgend welche hervortretende Adern, d. h. gleichartige Abschnitte der Blattflächen. Wenn dieses der Fall ist, so kann man nach dem Gewicht der Blattflächeneinheit einen Schluß auf die Dicke der Blattplatte ziehen. In der Tat stellten Messungen fest, daß die Blätter der normalen Schößlinge *Rkaziteli* dicker sind als die der *Saperavi* (1). Es unterliegt keinem Zweifel, daß zur Bestimmung der Gewichtsgröße der

Blattplatte es zweckmäßiger wäre, die Zeitperioden zu benutzen, während derer die Blätter am wenigsten Assimilate aufweisen. Dann können beständigere Größen erhalten werden. Noch nützlicher wäre es, sich eine Zeit im Dunkeln gehaltener Blätter zu bedienen.

So sind also die Blätter der normalen Schößlinge *Saperavi* um 14 mal schwerer als die der Stiefkinder, bei *Rkaziteli* sogar um 16 mal. Folglich ist die assimilierende Blattmasse auf einer Blattoberflächeneinheit der normalen Schößlinge eine viel solidere als bei den Stiefkindern. Berechnen wir die Assimilationsintensität für das Gewicht der Blattflächeneinheit. Die mittlere Assimilationsenergie *Saperavi* für die Vormittags- und Nachmittagsperioden zusammengenommen beträgt 40 mg auf einen Quadratdezimeter, bei *Rkaziteli* 65 mg. Dieses wäre für normale Schößlinge, — für Stiefkinder dementsprechend 3 und 4 mg. Das Verhältnis dieser Größen zum Gewicht der Blattflächeneinheit, die die Größe der assimilierenden Blattmasse ausdrücken, würde sein gleich: *Saperavi*, normale Schößlinge 7, Stiefkinder 7, *Rkaziteli* Normalschößlinge 11, Stiefkinder 11. Bei Berechnung allein der Blattoberflächeneinheit assimilieren die Blätter der normalen Schößlinge *Saperavi* um 14 mal energischer als die der Stiefkinder, — *Rkaziteli* um 16. Bei der Umrechnung der Assimilationsgrößen auf die Masse der Einheit der Oberfläche erweist sich die Assimilation der normalen Blätter und die der Stiefkinder als eine vollständig gleiche. Überhaupt bilden die Berechnungsarten der Assimilations- und Transpirationsgrößen, insbesondere bei ökologischen Untersuchungen, für die Forscher gewöhnlich den Stein des Anstoßes. Den Wert solcher Forschungen rettet nur der Umstand, daß dieselben einen vergleichenden Charakter tragen. Es ist ja bekannt, daß sich sowohl das Gewicht, als auch die Fläche jedes Blattes einer Pflanze im Laufe des Tages, in Abhängigkeit von der Assimilatenanhäufung und der Wassermenge im Blatte, allaugenblicklich verändert.

Bei allen Berechnungen der Assimilationsgröße assimilieren die Blätter *Rkaziteli* energischer als die von *Saperavi*.

Gehen wir jetzt zur Betrachtung der Transpirationsintensität der Blätter der Weinstöcke Kachetiens über.

Die Transpirationsintensität untersuchten wir an den Blättern dreier Sorten. Der Versuch wurde stets an Blättern gleichnamiger Etagen, die aus zwei Schößlingen entstanden, ausgeführt. Die Angaben der Tabellen sind das Mittel zweier Ergebnisse. Die Versuche wurden nicht nur an Blättern normaler Schößlinge, sondern auch an denen der Stiefkinder vorgenommen. Von normalen Blättern der Schößlinge wurden 1, 3, 9 und 12 Etagen genommen,

von den Stiefkindern 1, 3, 5 und 7, d. h. nach Möglichkeit Blätter aller Zonen. Die Blätter mit Blattstielen wurden vor Sonnenaufgang von den Weinstockschößlingen im Versuchsstationsgarten abgeschnitten und dann in der Botanisierbüchse ins Laboratorium gebracht, wo unter Wasser der untere Teil des Blattstieles erneut abgeschnitten wurde, und die Blätter mit den Stielen in einen wassergefüllten, leichten Glasbehälter, mit einem Rauminhalt von 50 ccm, gesetzt wurden. Der Hals des Gefäßes wurde mit einem Korken, der eine ausgeschnittene Öffnung hatte, verschlossen und der Raum zwischen dem Stiel und der Korkenöffnung mit plastischem Kitt ausgefüllt (Kreide und Castoröl). Darauf erfolgte ein sofortiges Abwägen der Gefäße in vorher bestimmter Ordnung. Dann wurden diese im Laboratorium auf besondere Tische gestellt, in einer Entfernung von einander, die eine gegenseitige Berührung ausschloß. Das Wägen der Büchsen erfolgte alle 4 Stunden. Nach Beendigung des Versuches wurde die Flächenbestimmung der Blätter durch Abdruck auf mit 2prozentigem Chromkalisalz angefeuchtetem Papier und einer Umzeichnung der Abdrucke mit dem Planimeter vorgenommen. Außer der gewöhnlichen, eben beschriebenen Aufstellung der Versuche mit Stiefkinderblättern wurden gleichzeitig auch Blätter, nicht nur mit Stielen, sondern auch mit dem Zwischenknotenabschnitt, in welchem der Stiel befestigt ist, aufgestellt. Dabei wurde der untere Zwischenknotenabschnitt ins Wasser versenkt und der obere mit Kitt zugeschmiert.

Tabelle 3. Transpiration der Blätter. Normale Schößlinge.

	11. IX.						1. X.					
	Saper.			*Rkazit.*			*Saper.*			*Rkazit.*		
Et.	a.	m.	p.	a.	m.	p.	a.	m.	p.	a.	m.	p.
1.	82.	51.	67.	80.	68.	65.	55.	76.	73.	71.	88.	81.
5.	52.	48.	55.	79.	73.	54.	54.	109.	113.	75.	84.	85.
9.	89.	79.	74.	82.	75.	54.	96.	119.	108.	111.	127.	72.
12.	108.	82.	89.	88.	83.	70.	95.	110.	74.	110.	133.	149.
Mittl.	83.	65.	71.	82.	75.	61.	75.	104.	92.	92.	108.	97.
allgem. Mittl.		(73)			(73)			(90)			(99)	

Die Berechnung der Transpirationsintensität wurde in Milligrammen auf 1 Quadratdezimeter der Blattfläche (nicht der Oberfläche, welche 2mal größer als die Fläche ist) durchgeführt. Die Tabellenziffern für die Transpirationsintensität sind das Resultat vierstündiger Arbeit des Blattes: die Periode 6,5—10,5 St. hat in der Tabelle den Buchstaben „a", die Periode 10,5—14,5 St. „m", und die Periode 14,5—18,5 St. den Buchstaben „p".

Wie man aus dem allgemeinen Mittel ersehen kann, verdunsteten im September die Blätter *Rkaziteli* und die von *Saperavi* eine gleiche Menge, im Oktober aber die ersteren bedeutend mehr. Es muß hinzugefügt werden, daß die Versuche in einem sehr hellen Raum vorgenommen wurden, in welchem jedoch die Blätter vor unmittelbarer Einwirkung der Sonnenstrahlen geschützt waren. Auch an den Blättern *Mzwane* wurden Versuche über die Transpirationsintensität durchgeführt, die folgendes mittlere Resultat ergaben: Im September 72, 63, 66 mg; im Oktober 61, 86, 77 auf 1 Quadratdezimeterfläche bei 4 St. Transpirationstätigkeit. *Mzwane* ist eine weniger rentable Sorte Kachetiens und die Intensität ihrer Lebensfunktionen eine schwächere. Es ist bekannt, daß die Blätter von *Saperavi* ein bedeutend dichteres Haarkleid auf der unteren Seite haben als die von *Mzwane* und *Rkaziteli*, letztere sind sogar fast haarlos zu nennen. Ungeachtet dessen ist die Transpiration der Blätter *Mzwane* eine deutlich geringere als die der dichter behaarten *Saperavi*blätter. Augenscheinlich kann dichtes oder schwaches Haarkleid nicht als Ursache für die Verschiedenheit der Blättertranspiration gelten. Die Transpirationsverhältnisse, die für normale Schößlinge gefunden wurden, gelten auch für die Blätter der Stiefkinder. Die Blätter derselben sind bei allen 3 Sorten fast kahl. Daher liegt die Behauptung nahe, daß die Härchen die Transpiration der Weinrebenblätter Kachetiens nicht auffällig erniedrigen. Über die Transpiration der Stiefkinderblätter wäre zu bemerken, daß die Blätter mit Stielen und Zwischenknotenabschnitt, wie auch zu erwarten war, sich merklich von einander nicht unterscheiden.

Tabelle 4. Transpiration der Blätter. Stiefkinder.

	1. IX.						28. IX.					
	Saper.			*Rkazit.*			*Saper.*			*Rkazit.*		
Et.	a.	m.	p.	a.	m.	p.	a.	m.	p.	a	m.	p.
1.	80.	96.	66.	87.	97.	65.	95.	91.	85.	90.	91.	83.
3.	72.	68.	50.	121.	115.	105.	76.	62.	40.	93.	84.	69.
5.	77.	61.	46.	97.	99.	71.	74.	73.	57.	93.	90.	94.
7.	42.	37.	29.	97.	78.	54.	65.	65.	59.	79.	82.	68.
Mittl.	68.	66.	48.	101.	97.	74.	78.	73.	60.	89.	87.	79.
Allg. Mittl.	(61)			(91)			(70)			(85)		

Wie aus Tabelle 4 zu ersehen ist, transpirieren auch die Stiefkinderblätter *Saperavi* weniger als *Rkaziteli*. Während der ersten Versuchsperiode transpirierten die Blätter *Mzwane* bedeutend

stärker als *Saperavi*, in der zweiten dagegen weniger. Es folgen hier die mittleren Angaben *Mzwane's* vom 1. IX. (97. 81. 65) 81, vom 28. IX. (63. 58. 56) 59 mg. Die Stiefkinderblätter assimilieren auf eine Blatteinheit ungefähr 15 mal weniger als die Blätter der normalen Schößlinge, transpirieren aber fast gleich. Folglich verdunsten die Blätter der Schößlinge bei sehr schwacher Assimilationsfähigkeit viel Wasser und sind daher gewissermaßen als Halbschmarotzer zu bezeichnen. Sie entziehen dem Weinstock das Wasser, ersetzen es aber nicht durch gleichwertige, intensive Assimilationstätigkeit. Die Feinheit der Stiefkinderblattplatte und ihre daraus folgende geringe assimilierende Masse relativ zur Oberflächeneinheit ist die Ursache ihrer geringen Assimilationsarbeit. Die Transpiration, die in bedeutendem Maße nur eine Funktion der Organoberfläche ist, wird durch die Feinheit der Blattplatte bei genügender Wasserversorgung nicht erniedrigt.

Nicht immer ist die Größenberechnung der Blattassimilation auf die Einheit der Oberfläche als zweckmäßig zu bezeichnen, da die Assimilation sich in direkter Abhängigkeit von der Größe der assimilierenden Blattmasse befindet. Letztere läßt sich nach der Dicke der Blätter (je dicker das Blatt, desto mehr entspricht auch die assimilierende Masse der Blattoberflächeneinheit) beurteilen. Deshalb kann man die SACHSsche Methode nur auf Blätter anwenden, die sich nach der Dicke nicht scharf von einander unterscheiden. Es wäre daher besser, die Assimilationsintensität auf das Gewicht der Oberflächeneinheit eines assimalatenlosen Blattes zu beziehen, d. h. an solchen Blatteilen, die in der ersten Tageshälfte (von Sonnenaufgang bis Mittag), ungefähr 2 Stunden nach Sonnenaufgang, genommen wurden, um welche Zeit die Blätter im Süden am wenigsten Stärke enthalten. Eine derartige kombinierte Berechnung auf das Gewicht der Blattoberflächeneinheit würde nach unserer Meinung bessere Vergleichsresultate ergeben. Bei der Berechnung auf die Oberflächeneinheit zeigt sich, daß die Stiefkinderblätter um 15 mal weniger als die normalen Schößlinge assimilieren, dagegen bei Berechnung auf das Gewicht der Flächeneinheit ist die Assimilation der Stiefkinderblätter und normalen Schößlinge eine vollständig gleiche. Die Transpiration hängt sehr von der Oberfläche dieses Organs ab. Auch für gleiche biologische Klassen ist die Transpiration deutlicher von der Größe der Oberfläche als von der Masse des transpirierenden Organs abhängig. Deshalb ist eine Berechnung der Transpirationsintensität auf die Oberflächeneinheit zur Erlangung brauchbaren Vergleichsmaterials für ökologische Untersuchungen zuverlässiger. Selbstverständlich

muß sich die Berechnung nur auf eine Blattoberfläche beziehen, die in völlig turgeszenten Zustand versetzt wurde.

Die Arbeit wurde im Physiologischen Laboratorium des Tifliser Botanischen Gartens ausgeführt.

Literatur.

1. W. G. Alexandrov. Berichte d. D. Bot. Ges. 1927. 45.
2. S. Kostytschew, M. Kudrjavzewa, W. Moissejewa und M. Smirnowa. Planta. 1926.
3. W. Alexandrov und E. Makarewskaja. Denkschr. der Wissensch. angewandt. Abt. d. Tiflis. Botan. Gart. 1926. Lief. V.
4. H. Molisch. Berichte d. D. Bot. Ges. 1921. 39.

---

11. Einar Naumann: Über den Begriff „Eisenorganismus".

(Eingegangen am 14. Januar 1928. Vorgetragen in der Januarsitzung.)

Über den Begriff „Eisenorganismus" herrscht noch in jeder Hinsicht große Unklarheit. Die ursprüngliche Definition Winogradskys[1]) bezieht sich nur auf Eisenbakterien und ist überwiegend physiologisch orientiert, indem sie vor allem auf das spezifische Oxydationsvermögen der Zelle hinzielt. Demgegenüber betonte Molisch[2]), daß die Hauptsache in erster Linie die Ablagerung von Eisenoxyd in den Gallerthüllen der Eisenbakterien sei. Also — im Gegensatz zu der Auffassung Winogradskys — etwas physiologisch recht Nebensächliches. Gaidukov[3]) führte diese Auffassung weiter aus und schuf den Begriff Eisenorganismen, welche alle Eisenalgen, -bakterien und -flagellaten umfassen sollte. Damit war die überwiegend ökologische Begründung des Begriffs, die Molisch[4]) dann weiter ausführte, gegeben. Während meiner Untersuchungen über die Limnologie einer der mit Rücksicht auf bewegliche Eisenverbindungen am meisten ausgeprägten Gegenden Europas — die Umgebung des Limnologischen Laboratoriums Aneboda in dem Urgebirgsgebiet von Südschweden — wandte ich mich auch bald den

1) Botan. Zeit. 1888.
2) Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. Jena 1892.
3) Ber. der Deutschen Bot. Ges. 23. 1905.
4) Die Eisenbakterien. Jena. 1910.

Eisenorganismen zu. Ich fand es dabei am meisten den natürlichen Verhältnissen entsprechend, diesen Begriff sehr weit zu fassen. Als Eisenorganismen faßte ich[1]) somit alle Organismen zusammen, die sich als Eisenfäller oder Eisenlöser betätigen. Ich teilte sie folgendermaßen ein:

I. Siderogone oder eisenfällende Organismen.
   A. Morphologisch nachweisbar, d. h. direkt, ohne Kultur bestimmbar.
      1. Siderophore Organismen: Das Eisen wird in den Zellen niedergeschlagen.
      2. Nicht siderophore Organismen.
   B. Morphologisch nicht nachweisbar, d. h. erst durch Kultur bestimmbar.
      1. Siderophore.
      2. Nicht siderophore.

II. Siderophage oder eisenlösende Organismen.

Dieses Schema ist also rein ökologisch-morphologisch aufgebaut. Die verschiedenen physiologischen Typen der Eisenorganismen, von denen die wenigsten noch bekannt sind, dürften darin unschwer allmählich eingereiht werden können.

Die ökologisch-morphologische Gruppieruug der Eisenorganismen, die also beinahe zwei Dezennien allgemein anerkannt war und sich dann allmählich immer weiter ausbaute, wurde dann von WINOGRADSKY[2]) aus physiologischen Gründen angegriffen. Damit wurde der Begriff Eisenorganismus überaus eingeengt, indem nur die „Anorgoxydanten“, das sind in jeder Hinsicht autotroph-chemosynthetische Organismen, die organische Substanz weder brauchen noch verwerten, dahin gerechnet werden. Damit mußte allerdings der jetzt rein physiologisch definierte Begriff Eisenorganismus auf einige wenige Eisenbakterien beschränkt werden. Diese Definition WINOGRADSKYs stellt eine erhebliche Einengung seiner ursprünglichen dar[3]).

Der letzte Bearbeiter der Eisenorganismen, CHOLODNY[4]), vertritt einen Standpunkt, der als Rückschritt erscheint gegenüber dem, was die Wissenschaft nach dezennienlanger Arbeit erreicht hat. Als erstes Kriterium setzt er das physiologische: die Fähigkeit der Organismen, Fe^{II} zu oxydieren. Dies kann aber nur durch Kultur

---

1) K. Sv. Vetenskapsakademiens Handlingar 62. Stockholm 1921.
2) Cbl. f. Bakt. II. Abt. 57. 1922.
3) Botan. Zeit. 1888.
4) Die Eisenbakterien. Jena 1926.

erwiesen werden; und diese ist nur für die wenigsten Formen durchgeführt. Allerdings zählt CHOLODNY nicht nur autotrophe, sondern auch mixo- und heterotrophe Organismen hierher. Wenn physiologische Charaktere fehlen, greift er zu ökologischen und morphologischen. Daraus ergibt sich jedenfalls ein „System der Eisenbakterien“, das jeder Konsequenz entbehrt.

Auf dem jetzigen Standpunkt der Forschung kann ich somit nichts anderes finden, als daß das von mir vorgeschlagene System — eine folgerichtige Weiterentwicklung der grundlegenden Untersuchungen MOLISCHs und GAIDUKOVs — am besten den Forderungen unserer Tage entspricht. Ein nach dem Vorgang WINOGRADSKYs logisch durchgeführtes, physiologisches System kann darin leicht allmählich eingereiht werden. Wenn dann, zum Schluß, die Physiologie der Eisenorganismen restlos durchforscht ist, kann mein System durch ein physiologisches ersetzt werden. Bis dahin dürfte es seine praktische Brauchbarkeit aufrecht halten!

Dann einige Worte über den Begriff siderophiler Organismus. Dieser Begriff ist von mir[1]) ganz nebenbei als Synonym von Eisenorganismus gebraucht worden. Er ist dann von CHOLODNY[2]) für derartige Organismen, die zwar Fe^{II} in ihrer Gallerte usw. ausfällen, aber die dabei freigewordene Energie nicht verwerten, anerkannt worden. Also wiederum eine physiologisch begründete Definition, die wegen unserer geringen Kenntnisse von der Physiologie der Eisenorganismen z. Z. nur in den seltensten Ausnahmefällen praktisch brauchbar ist.

Dazu kommt noch eine Tatsache, die die Anwendung des Begriffes siderophiler Organismus im Sinne von CHOLODNY nicht möglich macht. Das ist die Entwicklung der limnologischen Terminologie selbst! Dort werden nämlich die Silben -biont, -phil und -xen bereits in ganz besonderer und fest begründeter Bedeutung gebraucht[3]). Demnach bedeutet:

Siderobiont: Ein Organismus, der wesentlich nur an eisenreichen Standorten vorkommt.

Siderophil: Ein Organismus, der oftmals an eisenreichen Standorten in Hochproduktion vorkommt, aber auch andernorts gut gedeiht.

Sideroxen: Ein Organismus, der typisch nicht an eisenreichen Standorten vorkommt, aber in Ausnahmefällen vereinzelt dort auftritt.

1) K. Sv. Vetenskapsakademiens Handlingar. 62. Stockholm 1921.
2) Die Eisenbakterien. Jena 1921.
3) Vgl. z. B. A. THIENEMANN. Die Binnengewässer. 1. Stuttgart 1926.

Der Versuch CHOLODNYs, den Begriff siderophil für gewisse, physiologisch definierte Organismentypen einzubürgern, widerspricht durchaus der bisherigen Terminologie.

* * *

Wir sind also zu der Auffassung gekommen, daß der Begriff Eisenorganismus immerhin wesentlich ökologisch-morphologisch definiert werden muß. Organismen, die in ihrer Membran Eisen zum Niederschlag bringen bzw. von aus oxydiertem Eisen bestehenden Höfen umgeben sind, stellen also einen von den am leichtesten nachweisbaren Typen der Eisenorganismen dar. Dies hat zuerst MOLISCH[1]), dann GAIDUKOV[2]) und wiederum MOLISCH[3]) mit aller Deutlichkeit nachgewiesen. Ich selbst folgte seiner Zeit diesen führenden Forschern[4]). In letzter Zeit hat MOLISCH[5]) seine alte bewährte Auffassung in diesen Fragen wiederum weiter ausgebaut.

Inzwischen hat dann CHOLODNY diese Frage angegriffen. Sein Hauptproblem wird dann folgendes: Ist es hier immer möglich, biogene Strukturen von nicht biogenen zu unterscheiden?

Dieser sehr schwierige Problemkomplex ist durch das Erscheinen von CHOLODNYs Monographie keineswegs gelöst worden. Die hierher gehörigen Probleme waren indessen schon früher von biologischer Seite mit Erfolg angegriffen[6]).

Was CHOLODNY in dieser Frage bringt, ist wesentlich eine Kritik meiner Beschreibung der Eisenorganismen des Aneboda-Gebietes, eine Kritik, die er, ohne mein Material zu kennen und ohne meine Arbeitsweise zu verstehen, geübt hat. Die Beweisführung liegt hier also nicht mir, sondern CHOLODNY ob! Erst wenn er längere Zeit in einem wirklich typischen Eisengebiet die von mir eingeführten Methoden durchgeprüft hat, wird er einmal in dieser Frage zuständig sein.

Schon mehr als fünfzehn Jahre verfüge ich über eine recht ausgiebige Erfahrung über die Mikrobiologie der eisenreichen Gewässer des Anebodagebiets in Schweden. Dabei hat es sich sehr oft, wenn es sich um Eisenablagerungen handelte, eben um die Verwechslungsmöglichkeit zwischen organogenen und

---

1) Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. Jena 1892.

2) Ber. d. Deutschen Bot. Ges. **23.** 1905.

3) Die Eisenbakterien. Jena 1921.

4) K. Sv. Vetenskapsakademiens Handlingar. **62.** Stockholm 1921.

5) Pflanzenbiologie in Japan. Jena 1926.

6) Vgl. z. B. NAUMANN, E., und SJÖSTEDT, G., Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Avd. 2. **19.** 1923.

anorganogenen Bildungen gehandelt. Diese Fragestellung, die CHOLODNY vollständig mißverstanden hat, war dabei immer mein Leitstern. Der prinzipielle Arbeitsgang läßt sich unschwer in folgende Punkte zusammenstellen:

1. Als wesentliche Methode zum Nachweis der Eisenorganismen setze ich die von mir seinerzeit in Aneboda geprüfte Glasscheibenmethode[1]).

Es dürfte bekannt sein, daß diese Methode später auch in der allgemeinen Aufwuchskunde eine sehr ausgiebige Verwendung über die ganze Erde erreicht hat[2]).

2. Durch wechselnde Exposition der Glasscheiben erreiche ich, daß sowohl das Anfangs-, wie das Endstadium der Eisenanreichung, oftmals ein „Rosthaufen“, mitkommt. Im ersteren Fall läßt sich das organische „Initial“ — wenn vorhanden — leicht, im letzteren hingegen nur mit Schwierigkeit nachweisen. Direkt ist jedenfalls dann nichts zu beobachten, was CHOLODNY mit großem Erstaunen konstatiert. Die Berlinerblau-Methode — die das Bakterium selbst kaum tingiert — stellt aber dann bisweilen eine außerordentliche Methode zur Kontrastfärbung der Bakterien dar.

3. Auf diese Weise wird leicht eine Menge von früher unbekannten, eisenfällenden Bakterien nachgewiesen. Darunter gehört z. B. die Gattung *Siderocystis.*

4. Bei den Anfangsstadien der Vererzung sind die Bakterien für gewöhnlich leicht mit JKJ nachzuweisen; dies auf jedem Arbeitstisch des Mikroskopikers vorhandene Reagens hat sich überhaupt bei meinen Untersuchungen für diese Zwecke schon seit etwa 10 Jahren am meisten eingebürgert. Daß ein derartiges Reagens bei bakteriologischen Arbeiten gebraucht wird, dürfte wohl jedem, der über bakteriologische Ausbildung verfügt, als selbstverständlich erscheinen. Die ganze Arbeitsweise ist überhaupt in geübten Händen sehr einfach. Die zahlreichen Limnologen, die in meinem Laboratorium in Aneboda gearbeitet haben, dürften dies am besten bestätigen können.

5. Es liegt wohl endlich in der Natur der Sache, daß die Diagnose derartiger Formen wesentlich durch die Größenangabe gegeben werden muß. Das ist z. Z. teilweise das einzig Sichere.

---

1) Skrifter utg. av S. Sveriges Fiskeriförening. Lund 1915. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 29. 1919.

2) Es ist von Interesse, daß auch CHOLODNY diese Methode bei seiner erfolgreichen Bearbeitung des besonders komplizierten *Gallionella*-Problems herangezogen hat.

6. Die Gattungen, wie z. B. *Siderocystis*, sind selbstverständlich z. T. nur als provisorisch aufzufassen. Mit *Siderocystis* bezeichnen wir somit eine Gruppe, die dadurch charakterisiert ist, daß die Bakterien in größeren, intensiv vererzenden Gallerthaufen leben. Diese Gruppe kann schon systematisch heterogen sein. Es ist dann die Aufgabe künftiger Untersuchungen, sie weiter aufzulösen. Bis das geschehen ist, scheint es mir doch schon ein erheblicher Fortschritt zu sein, daß wir derartige Rostanflüge, die tatsächlich stellenweise den Aufwuchs ganz beherrschen, nunmehr als organogen erkannt haben.

* * *

Damit bin ich zum Schluß meiner Auseinandersetzungen gekommen.

Die systematische Arbeit auf unserem Gebiet muß somit z. T. wenigstens vorläufig etwas Provisorisches an sich tragen!

Unsere Arbeit zielt weiter nicht in erster Linie auf artbeschreibende Systematik hin. Die Systematik ist aber die Voraussetzung für jede weitere, tiefergehende Arbeit. Es ist doch selbstverständlich, daß auch der Mikrobiologe in erster Linie sein Material systematisch und morphologisch genau kennen muß. Er wird dann und wann bei seiner Arbeit auf Formen treffen, die früher nicht beschrieben sind. Treten sie in größerer Menge auf, so müssen sie beschrieben werden und mit Namen belegt werden. Es ist höchstwahrscheinlich, daß dabei in Ausnahmefällen sehr heterogene Bildungen und sogar auch Entwicklungsstadien ein und derselben Form für kürzere oder längere Zeit sogar als eigene Arten figurieren müssen. Diese Beschreibung der unbekannten Formen wird aber die endgültige Klarlegung der Arten erheblich erleichtern.

Eine so hinzielende Systematik verfolgt also hauptsächlich praktische Zwecke — um den Grund für eine höher zielende Arbeit zu legen. Von diesem Gesichtspunkt aus ist also die von mir seinerzeit gegebene Systematik der Eisenbakterien zu beurteilen! Man kann dadurch die Formen oder Formgruppen erstens erkennen und zweitens dann weiter verfolgen. Das scheint mir unter allen Umständen ein erheblicher Fortschritt zu sein! Mit der Zeit werden dann hoffentlich aus den z. T. provisorischen Kollektivgruppen systematisch und physiologisch festbestimmte und reingezogene Arten entstehen. Von diesem Endziel sind wir allerdings noch weit entfernt.

Universität Lund, Schweden, Januar 1928.

---

12. Einar Naumann: Siderogone Organismen und die Bildung von Seenerz.

Einige Grundlinien der Fragestellung.

(Eingegangen am 21. Januar 1928. Vorgetragen in der Januarsitzung.)

Als siderogon bezeichnen wir derartige Eisenorganismen[1]), welche eine Ausfällung von Eisenverbindungen verursachen. Sie sind von zweierlei Art: siderophore bzw. nicht siderophore Formen. Die erstgenannten bringen das ausgefällte Eisen zur Ablagerung in der Zelle oder in der Gallerte bzw. irgendwo sonst in unmittelbarer Nähe der Zelle; die letztgenannten hingegen nicht. Innerhalb beider Gruppen gibt es sowohl morphologisch nachweisbare wie morphologisch nicht nachweisbare Formen. Die erstgenannten sind durch direkte mikroskopische Untersuchung, die letztgenannten nur durch Kulturmethoden bestimmbar. In der Praxis wird also der Begriff Eisenorganismus mit siderogonen Organismen des siderophoren Typus identisch[2]), wobei hauptsächlich oder sogar ausschließlich morphologisch bestimmbare Formen berücksichtigt werden.

Die Frage, inwieweit derartige Organismen bei der Entstehung der Sumpf- und Seenerze mitbeteiligt sind, ist schon Gegenstand einer ausführlichen Literatur gewesen; vgl. MOLISCH[3]) 1892, 1910 und NAUMANN[4]) 1921, 1922. Seit dieser Zeit sind besonders zwei Arbeiten zu erwähnen. Das ist einerseits die umfangreiche, aber die Literatur nicht genügend berücksichtigende Arbeit über die Eisenbakterien von CHOLODNY 1926[5]), andererseits eine kürzere Mitteilung von PERFILIEV[6]) 1927, in welcher letztgenannten alle diese Fragen

1) E. NAUMANN, K. Sv. Vetenskapsakademiens Handlingar. 62. Stockholm 1921.

2) Eine sehr verworrene Definition des Begriffes gibt N. CHOLODNY, Die Eisenbakterien. Jena 1926. Vgl. dazu meine kritischen Bemerkungen. Diese Berichte 46 1928, S. 135.

3) Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. Jena 1892. Die Eisenbakterien. Jena 1910.

4) K. Sv. Vetenskapsakademiens Handlingar. 62. Stockholm 1921. Sveriges Geologiska Undersökning. Årsbok. 13. Stockholm 1922.

5) Die Eisenbakterien. Jena 1926.

6) Verh. d. Int. Ver. f. Limnologie. 3. Stuttgart 1927.

der limnischen Mikrobiologie nach vermeintlich neuen Gesichtspunkten auseinandergesetzt worden sind. Daher erscheint eine kritische Beleuchtung der Frage als sehr erwünscht. In dem folgenden wird der Versuch gemacht, wesentlich auf neuere Untersuchungen fußend, einige Grundlinien zu ihrer Lösung zu ziehen. Von der endgültigen Lösung sind wir noch entfernt. Der Wissenschaft wird aber dann vorläufig gewiß in erster Linie durch eine möglichst vielseitige, erfahrungsgemäß begründete Fragestellung gedient werden.

I. Abgrenzung der Fragestellung.

In Übereinstimmung mit unserer einleitend hervorgehobenen Auffassung beschränken wir uns hier auf siderogone Eisenorganismen des siderophoren Typus. Dazu gehören unter den Bakterien, mit denen wir uns hier ausschließlich beschäftigen werden, folgende morphologisch bestimmbare Genera, die hier ohne jede weitere Charakteristik unter Hinweis auf die Originalliteratur[1]) angeführt werden[2]); eine eingehende Revision der Systematik dieser Formen werde ich bald an anderer Stelle veröffentlichen.

Actinomyces Harz, *Cladothrix* Cohn, *Clamydothrix* Mig., *Clonothrix* Roze, *Crenothrix* Cohn, *Gallionella* Ehrenb. (mit den Sektionen *Eugallionella* Naum. und *Mycogallionella* Naum.), *Leptothrix* Kütz., *Mycothrix* Naum., *Siderobacter* Naum., *Siderocapsa* Mol. (mit den Sektionen *Polysiderocapsa* Naum. und *Monosiderocapsa* Naum.), *Siderocystis* Naum., *Sideroderma* Naum., *Siderothece* Naum., *Sideromonas* Chol.

Alle diese Eisenbakterien sind morphologisch gut bestimmbar. Nur in einem Fall kann sich ein Zweifel erheben: betreffs der Sektion *Monosiderocapsa*. Sind diese Typen nicht zu klein und durch ihre Wuchsform zu wenig morphologisch differenziert, um eine sichere Bestimmung zu ermöglichen? Auf diese Frage werden wir im folgenden wiederholt zurückkommen.

II. Methoden zum Nachweis der Eisenbakterien.

Die leistungsfähigste Methode zum Nachweis der Eisenbakterien besteht ohne Zweifel ganz einfach darin, daß eine Reihe von Glasscheiben für einige Zeit am natürlichen Standort ausgesetzt

1) Zusammenfassende Darstellung bei E. NAUMANN, K. Sv. Vetenskapsakademiens Handlingar. 62. Stockholm 1921; N. CHOLODNY, Die Eisenbakterien. Jena 1926.

2) PERFILIEV erwähnt dazu in seiner Arbeit (1927) noch einige neue Gattungen. Da indessen weder Diagnosen noch Bilder dazu mir zur Verfügung standen, habe ich diese Arten leider noch nicht weiter berücksichtigen können.

wird[1]). Man nimmt dann allmählich die Platten auf und studiert sie mikroskopisch unter Heranziehen gewöhnlicher Reagenzien durch. Am besten haben sich dabei JJK und Gentianaviolett bewährt; bei starker Vererzung muß allerdings eine HCl-Behandlung vorangehen. Die ganze Vererzung kann in dieser Weise allmählich verfolgt werden. Nur so gelingt z. B. das Nachweisen von Gattungen wie *Siderocystis*, *Siderothece* u. a. Verfasser, welche nicht typische Eisenstandorte unter Anwendung dieser Methode in erforderlicher Ausdehnung studiert haben, liefern deshalb auch eine sehr dürftige und geradezu irreführende Übersicht über die Systematik der Eisenbakterien[2]).

Bei Erzablagerungen muß somit das Milieu genau nach diesen Methoden durchforscht werden; die Erze selbst studiert man nur in statu nascendi, da selbstverständlich mit verschiedenen Altersveränderungen gerechnet werden muß[3]).

III. Können die Eisenbakterien in festen Kolonien makroskopischer Größe auftreten?

Diese Frage hat PERFILIEV bereits bejahend beantwortet. Er beschreibt in seiner Arbeit 1927 ausführlich große Kolonien von *Gallionella*, die er „bei Kulturen unter natürlichen Bedingungen, in dazu konstruierten Behältern mit fließendem Wasser" erhalten hat.

Das sind aber Verhältnisse, die wohl jedem Limnologen, der in Humusgewässern gearbeitet hat, schon beim ersten Anfang bekannt geworden sind. Besichtigt man nämlich in die Humusbäche hineingeworfenes Eisenschrot, so wird man oftmals die Oberfläche mit mehr als cm-großen, halbsphärischen, ockergelben, ziemlich losen Anhäufungen, eben aus *Gallionella*, besetzt finden. Als die deutsche Bezeichnung dafür dürfte, wie mir schon 1915 anläßlich einer Diskussion über diese Verhältnisse Prof. KOLKWITZ mitteilte, „Rostpickel" zu wählen sein.

Es gibt indessen auch andere makroskopisch sichtbare Kolonien von morphologisch einwandfrei nachweisbaren Eisenbakterien. Dahin gehören vor allem die sog. „Rostflecken", die allmählich aus verschiedenen Eisenbakterien, besonders der Gattung *Siderocystis*, aufgebaut werden. Der ganze Entwicklungsverlauf von der wenigzelligen Bakterienkolonie bis zu den großen, höchst soliden und oftmals sehr großen Rostflecken kann spielend leicht durch die

1) Vgl. E. NAUMANN, diese Berichte 37, 1919.

2) Ein schlagendes Beispiel hierzu bietet vor allem N. CHOLODNYs Eisenbakterien. 1926.

3) Vgl. besonders B. SCHORLER, Cbl. f. Bakt. II. 12. 1904. 15. 1906.

Glasscheibenmethode verfolgt werden. Stellenweise stellen sogar diese Eisenbakterien die wichtigsten Ockerbildner dar[1]).

Endlich gibt es große Kolonien, die unter zusagenden Bedingungen vollständig die Form und Größe des Gelderzes annehmen. Ich habe sie mehrmals in meinem Laboratorium bei Aneboda — nebenbei gesagt in dem großen, historisch bekannten Seenerzgebiet Südschwedens gelegen — hergestellt. Die Versuchsanordnung, die zum erstenmal im Jahre 1914 ausprobiert wurde, ist sehr einfach. Man läßt stark humushaltiges Wasser durch ein recht langes, eisernes Rohr bei einem Druck von ca. 2 bis 3 m laufen; von da ab wird das Wasser mittels eines Hahnes auf eine eiserne Scheibe geleitet. Dort, wo das Wasser stark strömt, entstehen innerhalb einiger Monate harte Kolonien des Gelderztypus; dort, wo die Strömung weniger kräftig ist, entwickeln sich sehr lose Aggregate von demselben Typus, oder es entsteht auch in extremen Fällen eine lose Ockerablagerung. Morphologisch nachweisbare Eisenbakterien sind hierbei nicht beteiligt. Die Masse besteht — nach Behandlung mit HCl — sichtlich aus Kokken von der Größe 0,5—0,75 μ. Aus Gründen, die später näher erörtert werden sollen, glaube ich allerdings nicht, derartige Bildungen mit in den Kreis der mit Sicherheit morphologisch bestimmbaren Eisenbakterien aufnehmen zu können.

Die oben beschriebene, experimentelle Herstellung von großen Kolonien des Gelderztypus scheint mir in mehrerer Hinsicht von großem Interesse zu sein. Sie gibt u. a. auch einige wertvolle Aufschlüsse über die formbildende Bedeutung der Druckverhältnisse bei der Entstehung von Ocker- bzw. Erzablagerungen, worüber sonst nichts bekannt war.

IV. Treten morphologisch nachweisbare Eisenbakterien auf den Erzfeldern, wo Seenerze noch gebildet werden, auf?

Diese Frage scheint bis jetzt — wenn ich von meinen eigenen Arbeiten absehe — überhaupt weder aufgestellt noch weiter ausgeführt zu sein. Selbstverständlich muß ihr doch eine ganz grundlegende Bedeutung für das Verständnis der Entstehung der Seenerze zuerkannt werden[2]).

1) Cholodny hat meine diesbezügliche Darstellung (1921) schon methodologisch vollständig mißverstanden und verneint deshalb ganz einfach die Existenz dieser wichtigen Gattung!

2) Sumpferze sind an oder auf periodisch feuchten Boden gebunden; Seenerze hingegen an Seen. Die vorliegende Untersuchung bezieht sich nur auf Seenerze, deren Genesis noch als zweifelhaft bezeichnet werden muß. Ein Teil der Sumpferze, die losen Ockerablagerungen, ist indessen deutlich bakteriogen. Vgl. E. Naumann, Sveriges Geologiska Undersökning, Årsbok. 13. Stockholm 1922.

Ich bin ihr schon seit Jahren durch die Glasscheibenmethode nachgegangen. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen werden später für sich ausführlich publiziert werden. Ich greife hier nur so viel heraus, als für die hier vorliegende Prinzipienfrage von Bedeutung erscheint. Mein Material bezieht sich auf Erzfelder der Seen Stråken bei Aneboda und Vidöstern bei Åminne, beide in dem historisch bekannten, großen Seenerzgebiet Südschwedens gelegen. Eine Durchprüfung dieses Materials ergibt folgendes mit Rücksicht auf die An- bzw. Abwesenheit von morphologisch nachweisbaren Eisenbakterien auf typischen Erzfeldern.

1. Morphologisch sicher nachweisbare Eisenbakterien, die überhaupt noch nicht auf Erzfeldern nachgewiesen worden sind.

Hierher gehören folgende Gattungen: *Actinomyces* Harz, *Cladothrix* Cohn, *Chlamydothrix* Mig., *Clonothrix* Roze, *Crenothrix* Cohn, *Gallionella* Ehrenb., *Leptothrix* Kütz., *Mycothrix* Naum., *Siderocapsa* Sekt. *Polysiderocapsa*.

2. Morphologisch nachweisbare Eisenbakterien, die auf den bereits geprüften Erzfeldern keine größere Rolle spielen.

Hierher gehören Gattungen wie *Siderocystis* u. a. Sie können z. T. auf den Erzfeldern gedeihen, scheinen aber dort nicht die Hauptrolle zu spielen.

3. Morphologisch zweifelhaft nachweisbare Eisenbakterien (?), die auf den Erzfeldern vorherrschen.

Hierher gehört vor allem die Sektion *Monosiderocapsa* der Gattung *Siderocapsa* und nahestehende Formen. Sie treten unter Umständen massenhaft auf.

Die Hauptform der Erzfelder ist demnach ein sehr rätselhafter, kokkenartiger Organismus des Typus *Monosiderocapsa*, mit dem wir uns noch im folgenden Abschnitt beschäftigen werden.

V. Sind Eisenbakterien in den Seenerzen nachweisbar?

Diese Frage ist in der Literatur wiederholt behandelt[1]), zuletzt von PERFILIEV. Seine Arbeit trägt allerdings nur einen vorläufigen Charakter; die einschlägige Literatur ist leider z. T. mißverstanden[2]). PERFILIEV hat die Frage über die Rolle der

---

1) Vgl. die Literaturübersicht S. 141.

2) PERFILIEV bezeichnet z. B. meine deutsch geschriebene Arbeit über Eisenorganismen (S. 144 angeführt) wesentlich als ein Literaturreferat, obgleich sie in der Tat die erste Untersuchung über die Eisenorganismen Schwedens (sogar unter Anwendung neuer Methoden!) darstellt.

Mikrobien bei der Erzbildung wesentlich durch eine Untersuchung der äußersten Zuwachsschichten der Seenerze aufzuklären versucht. Er fand dabei „ein bedeutendes Quantum sehr kleiner (Größe 0,5—0,7 μ $\times$1,5—2 μ) Kokkobakterien, welche zuweilen in Gestalt kurzer Fäden gelagert waren, mit ziemlich großen Zwischenräumen zwischen den einzelnen Zellen. Ihre Wahrnehmung gelingt nach Bearbeitung des getrockneten und mit starkem Alkohol fixierten Präparates nach Bearbeitung mit 10 % Salzsäure und Färbung mit Gentianaviolett".

Fast gerade dieselben Beobachtungen habe ich schon im Jahre 1914 gemacht und dabei auch einigen führenden Limnologen vorgeführt[1]). Ich ließ aber diese Methode vorläufig bei Seite und versuchte andere Wege zu prüfen. Dabei wurden u. a. Hunderte von Schlammproben der Erzfelder verschiedener Seen durchsucht und Tausende von kleinsten Anfängen der Seenerze einer genauen mikroskopischen Kontrolle unterworfen. Im ganzen umfaßte mein Material etwa 50 Seen. Das Ergebnis war indessen ebenso negativ wie das oben besprochene. Also wiederum keine von den altbewährten Eisenbakterien, aber massenhaft von den rätselhaften „Kokken" des Typus *Monosiderocapsa*.

Da nun diese letztgenannten Bildungen wohl nicht einwandfrei als morphologisch bestimmbare Eisenbakterien anerkannt werden können[2]), muß also die Frage nach der bakteriogenen Erzbildung z. Z. folgendermaßen beantwortet werden: Bei der Genesis bzw. beim Aufbau der Seenerze spielen die altbewährten Eisenbakterien überhaupt keine Rolle. Ihre Grundmasse wird aus an Kokken erinnernden Bildungen aufgebaut, deren Stellung vorläufig auf Grund einer morphologischen Untersuchung nicht beantwortet werden kann.

VI. Ausblick.

Die vorliegende Untersuchung hat also gewissermaßen zu einem negativen Ergebnis geführt. Ich muß also bestimmt behaupten, daß jeder Versuch einer morphologischen Bestimmung des kokken-

---

1) Meine diesbezügliche, recht ausführliche Darstellung, die erst im Jahre 1922 publiziert wurde, ist von PERFILIEV mißverstanden worden. Er glaubt irrtümlicherweise, ich „bestreite kategorisch jegliche Bedeutung der Mikroben bei der Entstehung des Seerzes"! Vgl. dazu E. NAUMANN, Sveriges Geologiska Undersökning. Årsbok. **13.** Stockholm 1922, S. 105—108 bzw. S. 188—189.

2) In meiner Arbeit 1921 habe ich allerdings *Monosiderocapsa* mit aufgenommen. Der dort behandelte Fall bezieht sich aber auf ein Reinvorkommen einer einheitlichen Größenklasse, während bei den Seenerzen auch verschiedene Typen mitbeteiligt sind. Das macht m. E. die Sache viel komplizierter.

artigen Baumaterials unserer Seenerze schon a priori als verfehlt zu bezeichnen ist.

Strukturen von diesem Typus können chemisch restlos erklärt werden. Es macht keine Schwierigkeiten, eine wirkliche „*Monosiderocapsa*“ in rein chemischer Weise herzustellen.

Aus diesem Grunde habe ich deshalb immer auch vor Verwechslungsmöglichkeiten zwischen lebenden Organismen und chemischen Ausfällungen ausdrücklich gewarnt[1]).

Vielleicht sind aber doch unsere Seenerze wirklich aus siderogonen aber morphologisch kaum nachweisbaren Eisenbakterien, u. a. aus kleinen Kokken des Typus *Monosiderocapsa* gebildet.

Dies ist aber eine Frage -- mit deren Durchprüfung ich übrigens z. Z. beschäftigt bin —, die ganz außerhalb der morphologischen Analyse fällt und nur auf dem Gebiet der Physiologie gesucht werden kann.

Universität Lund in Schweden, Januar 1928.

---

1) Vgl. die oben angeführte Literatur. Dazu auch E. NAUMANN und G. SJÖSTEDT, Lunds Universitets Årsskrift N. F. II. **19**. Lund 1923.

CHOLODNY — aus seinem so unvollständigen Referat in seiner „Monographie“ zu beurteilen — hat diese Fragestellung leider vollständig mißverstanden.

13. Friedrich Hustedt: Untersuchungen über den Bau der Diatomeen, IV.

(Mit 16 Figuren auf Tafel III.)

(Eingegangen am 7. Februar 1928. Vorgetragen in der Februarsitzung.)

IV. Zur Morphologie und Systematik der Gattungen *Denticula* und *Epithemia*.

In den kürzlich erschienenen „Adnotationes criticae ad Floram Bacillariearum Hungariae“ wendet sich B. V. CHOLNOKY gegen meine 1914 ausgesprochene Ansicht, daß die Gattung *Denticula* am zweckmäßigsten mit den Epithemien zu verbinden sei. CHOLNOKY sagt, daß eine neue Hypothese nicht nötig sei, solange eine andere ältere, mindestens ebenso gerechtfertigt erscheinende, entsprechende Dienste leiste, und behauptet, daß die zytologischen Verhältnisse der Gattung auch eine viel größere Ähnlichkeit mit denen von *Diatoma* als mit jenen von *Epithemia* oder *Rhopalodia* zeigen. Was zunächst diese zytologischen Verhältnisse betrifft, die der Verfasser aber auch nicht näher ausführt, bemerke ich, daß gerade die Untersuchungen der letzten Jahre gezeigt haben, wie wenig der innerplasmatische Bau der Diatomeen überhaupt geeignet ist, als Grundlage eines Systems zu dienen, sondern erst zur Unterscheidung kleinerer Einheiten herangezogen werden kann. Außerdem bin ich weder der erste noch der einzige Autor, der die Gattung *Denticula* nicht zu den Fragilarioideae stellt, und in diesem Falle ist die eine Auffassung so alt wie die andere! Die ersten Autoren, die zu einem einigermaßen durchdachten System kamen, waren RALFS und GRUNOW; RALFS brachte 1861 *Denticula* zu den Fragilarioideae, GRUNOW fast gleichzeitig, seine Arbeit erschien 1862, zu den Nitzschioideae. VAN HEURCK und SCHÜTT schlossen sich an RALFS an, doch bemerkt VAN HEURCK, daß *Denticula* auf Grund des Kieles auch zu den Nitzschien gestellt werden könne; DE TONI vertritt in seiner Synopsis den Standpunkt GRUNOWs, den auch BOYER in seiner letzten Arbeit über die nordamerikanischen Diatomeen (1927) beibehält. Es entspricht also nicht ganz den historischen Verhältnissen, wenn CHOLNOKY meine Auffassung als eine neue Hypothese hinstellt, wie überhaupt von einer „Hypothese“ gar keine Rede sein kann; denn die von mir seinerzeit (1914) vorgeschlagenen Änderungen im System gründen sich auf Tatsachen

und sind durchaus in diesem Sinne dargestellt. Die Verschiebung der Gattung *Denticula* von den Nitzschioideae, wohin sie GRUNOW gestellt hatte, zu den Epithemioideae ist von untergeordneter Bedeutung im Vergleich zu dem Gegensatz zwischen den Araphideae und Biraphideae im allgemeinen. Sie wurde bedingt durch die Untersuchungen über den Bau der Epithemien und Rhopalodien, die diese Gruppen in die Nähe der Nitzschien brachten, und deren Ergebnisse den älteren Autoren unbekannt waren. Die Epithemien besitzen scheinbar eine *Navicula*-Raphe, doch zeigt sich bereits bei ihnen eine Neigung zur Kielbildung, und dasselbe ist der Fall bei *Denticula*. Ferner bestehen im anatomischen Bau der Zellwand weitgehende Übereinstimmungen, die aber CHOLNOKY ebenfalls in Abrede stellt. Der von mir vorgenommenen Einbeziehung der Gattung *Denticula* in die Epithemioideae liegen eingehende vergleichende anatomische Untersuchungen zugrunde, die CHOLNOKY anscheinend nicht vorgenommen hat. Ich habe allerdings seinerzeit nur kurz auf die Tatsachen hingewiesen, sehe mich aber infolge des, wenn auch nur von einer Seite, geäußerten Widerspruchs veranlaßt, näher auf die Sache einzugehen. Als Ausgangsformen sind bei derartigen Untersuchungen naturgemäß immer nur die größten Arten einer Gattung zu nehmen, da sie die Verhältnisse in der Regel am klarsten erkennen lassen. Ich beginne deshalb mit der Darstellung des Schalenbaues der

1. ***Denticula van Heurcki*** **Brun** (A. S. Atl. Taf. 266, Fig. 20—25), die im Material von Bandong auf Java massenhaft enthalten ist. Die Schalen (Fig. 1) sind von lanzettlichem Umriß, entweder gerade oder mehr oder weniger regelmäßig verbogen. An der Innenseite befinden sich zarte transapikale Rippen, etwa 13—15 in 10 μ, die von noch schwächeren, apikal verlaufenden Rippen gekreuzt werden, so daß die Valvarfläche regelmäßig getüpfelt wird (Fig. 4). Die Apikalreihen sind teilweise gerade, teilweise aber leicht wellig. In größeren und unregelmäßigen Abständen, gewöhnlich etwa 2—3 in 10 μ, befinden sich stärker nach innen vorspringende, fast septenartige Rippen, die besonders mit ihrem mittleren Teil tief in das Zellinnere hineinragen und an ihrer freien Kante wallartig verdickt sind. Bei der Betrachtung der Zellwand von der Innenseite (Fig. 3) läßt sich deutlich feststellen, daß die Rippen nicht durchlaufen, sondern etwa in der Mitte durchbrochen sind. Die tiefer eindringenden Rippen zeigen bei bestimmter Einstellung einen ausgeprägten Riß, in Gürtelbandansicht (Fig. 2) erscheinen sie als vorspringende Zapfen mit kugelig verdicktem Ende. In der Valvarfläche, und zwar in deren Mittellinie oder etwas seitlich ver-

schoben, liegt eine stärker lichtbrechende Linie, die beiderseits von den transapikalen Rippen begrenzt wird und in der Mitte oft mehr oder weniger geknickt ist. Bei gewisser (hoher!) Einstellung auf die Mitte dieser Linie treten deutlich die Zentralporen einer Raphe hervor, die sich dann von hier aus bis an die Schalenenden mehr oder weniger deutlich verfolgen läßt! Ausgesprochene Knotenbildungen, die für die *Navicula*raphe charakteristisch sind, fehlen. Statt ihrer erkennt man dagegen längs der ganzen erwähnten Linie kreisrunde Flecke in unregelmäßigen Abständen, die bei hoher Einstellung hell, bei tiefer Einstellung dunkel erscheinen (Fig. 5). Sie sind in der Regel von gleicher Größe und nehmen mit ihrem Durchmesser die ganze Breite der Linie ein, doch beobachtete ich zuweilen auch vereinzelte kleinere; immer aber sind sie scharf umrissen. Zu beachten ist die Eigentümlichkeit, daß unter den Zentralporen der Raphe sich ein größerer länglichrunder Fleck befindet, der den Anschein erweckt, als sei er durch Zusammenfließen von zwei normalen Flecken entstanden. Es geht aus diesen Beobachtungen hervor, daß die stärker lichtbrechende Linie bei *Denticula van Heurcki* als echte Raphe absolut nichts mit der Pseudoraphe der Fragilarioideae zu tun hat. Wie weit sich hieraus Beziehungen zu der Gattung *Epithemia* ergeben, werde ich weiter unten zeigen, ebenso komme ich auf die erwähnten „Flecke“ in der Raphe später zurück.

2. ***Denticula valida*** **(Pedicino) Grun.** (V. H. Syn. Taf. 49, Fig. 4—6) aus fossilem Material von Chile. Die Schalen (Fig. 6) sind stumpfer als bei der vorigen Art, fast linealisch und nur kurz vor den Polen stärker verschmälert, zuweilen auch in der Mitte eingezogen. Das Netzwerk aus apikalen und transapikalen Rippen ist nur unvollkommen ausgebildet, die Rippen sind breiter und flacher, so daß die Schalenfläche statt einer Tüpfelung eine einfache Punktierung aufweist. Die Punkte (wahrscheinlich Poroide) bilden regelmäßige Transapikalreihen, etwa 20 in 10 μ, und mehr oder weniger regelmäßig verlaufende apikale Schrägreihen, die meistens etwas weiter stehen als die Transapikalreihen. Die Hauptrippen sind kräftig entwickelt und dringen in pervalvarer Richtung weit in das Zellinnere vor (Fig. 7). Die lichtbrechende Linie der Schalenfläche ist so sehr seitlich verschoben, daß sie fast mit der Valvarkante zusammenfällt, dabei ist die Spiegelconsimilität in Diagonalconsimilität übergegangen! Auch dieses Merkmal ist neben dem Vorhandensein der Raphe nicht ohne Bedeutung. Die Natur der lichtbrechenden Linie ist nur an Schalen zu erkennen,

die soweit gekantet sind, daß sie auf der Linie selbst liegen, jede andere Stellung ist unbrauchbar. An derartigen Schalen (Fig. 8, 9) zeigt sich mit ziemlicher Deutlichkeit ein feiner Längskanal mit einseitig abgebogenen, sehr zarten Zentralporen. Unter dem Kanal liegen dieselben Flecke, auf die ich bereits bei *D. van Heurcki* hingewiesen habe, wieder mit derselben optischen Reaktion. In normaler Lage der Schale treten sie als zarte Unterbrechungen der inneren Kontur hervor.

3. ***Denticula thermalis*** Kütz. (V. H. Syn. l. c., Fig. 17—18) nach Material aus den Thermen von Abano. Die von GRUNOW gegebene Abbildung in V. H. Syn. ist unzutreffend, und zwar hinsichtlich der feineren Struktur der Zellwand. Die Schalen (Fig. 10) besitzen etwa 13 transapikale Rippen in 10 μ, Apikalrippen fehlen jedoch, die Zwischenräume zwischen den Transapikalrippen sind fein areoliert, je zwei Areolenreihen zwischen zwei Rippen, außerdem bilden die Areolen zwei sich kreuzende Streifensysteme, die in der Gürtelbandansicht der zitierten Abbildungen vielleicht andeutungsweise zu erkennen sind[1]). Hauptrippen kräftig, etwa 2—4 in 10 μ. Die lichtbrechende Linie ist fast bis an den Rand seitlich verschoben, die Schalen einer Zelle sind wie bei der vorhergehenden Art diagonalconsimil. In normaler Lage zeigen die Schalen in den Konturen der in Frage kommenden Linie Unterbrechungen, die bei etwas gekanteten Schalen sich als die runden Flecke erweisen. Über ihnen ist ein Raphenspalt deutlich sichtbar, die Zentralporen sind jedoch nur unsicher zu erkennen (Fig. 11).

4. ***Denticula tenuis*** Kütz. und Varietäten (V. H. Syn. Taf. 49, Fig. 22—38) von verschiedenen Standorten Europas, Asiens und Amerikas. Diese Form ist die häufigste Art der Gattung und außerordentlich variabel sowohl hinsichtlich der äußeren Form als auch der Struktur. Die Hauptrippen sind kräftig entwickelt, wenn auch im allgemeinen etwas schwächer als bei den bisher genannten Arten. Die feinere Struktur der Zellwand entspricht einer Tüpfelung bei den gröber strukturierten, einer Punktierung bei den zarteren Individuen. Die lichtbrechende Linie ist seitlich verschoben, liegt

---

1) Infolge der ungenauen Abbildungen habe ich mich verleiten lassen, aus dem fossilen Material aus der Atacama-Wüste eine Form als *D. seriata* (1927) zu beschreiben. Nach nunmehr erfolgter Untersuchung der *D. thermalis* ist sie vielleicht damit zu verbinden, doch bedürfen die Variationsgrenzen erst weiterer Prüfung.

jedoch nicht am Rande, die beiden Schalen einer Zelle sind auch hier diagonalconsimil. Bei leicht verkanteter Lage erkennt man bei dieser Art besonders deutlich, daß die lichtbrechende Linie kielartig erhaben ist. Die Flecke sind länglichrund, zarter gezeichnet als bei den übrigen Arten, aber doch deutlich. Der Raphenspalt ist als eine äußerst feine Linie, allerdings sehr schwer, sichtbar, Zentralporen habe ich bislang — wahrscheinlich infolge ihrer Zartheit — nicht gesehen.

Die beschriebenen vier Arten dürften genügen, das Charakteristische der Gattung *Denticula* gegenüber den Fragilarioideae hervorzuheben. Gegen die Verbindung mit der genannten Gruppe spricht

1. der diagonalsymmetrische Bau der Zellen infolge transapikaler Verschiebung der lichtbrechenden Linie,
2. die kielartige Erhabenheit derselben Linie und endlich
3. das Vorhandensein eines Raphenspaltes auf dem Kamme der Linie.

Bei allen besprochenen Formen erwähnte ich gewisse rundliche Flecke in der lichtbrechenden Linie, ohne bisher auf die Bedeutung eingegangen zu sein. Vergegenwärtigen wir uns, daß 1. diese Flecke genau in einer Linie unter dem Raphenspalt liegen, 2. daß sie in ihrem optischen Verhalten den Porenkanälen entsprechen, 3. daß sie in Seitenansicht als Konturunterbrechungen erscheinen, so können wir nicht umhin, sie mit den Verbindungskanälen zwischen den Kielpunkten bei *Nitzschia* oder den Flügelkanälen bei *Surirella* zu identifizieren. Ob sie bereits die Funktion dieser Kanäle übernommen haben, ist schwer zu sagen, jedenfalls steht mit ihrem Vorhandensein das völlige Fehlen von Knotenbildungen und die sehr schwache, auch nicht einmal immer nachzuweisende Ausbildung der Zentralporen in engstem Zusammenhang! Wir haben also in der Raphe der Gattung *Denticula* ein System vor uns, in dem der Raphenspalt der *Navicula*raphe bereits zur Kanalraphe geworden ist, und zwar unter Verlust der Knotenbildungen und Rückbildung der Zentralporen, aber gleichzeitigem Auftreten von Flügelkanälen und Kielpunkten. Daneben ist aber absolut nicht von der Hand zu weisen, daß bei einigen Formen auch die Zentralporen vollkommen verschwunden sein können, da ihre einwandfreie Feststellung nur in wenigen Fällen gelungen ist. Die Gattung *Denticula* erhält damit eine erhebliche entwicklungsgeschicht-

liche Bedeutung als Bindeglied zwischen den Naviculoideae und den Nitzschioideae. Die Entstehung der Kanalraphe aus der *Navicula*raphe darf wohl als sehr wahrscheinlich angenommen werden und findet auch innerhalb der Gattung *Nitzschia* insofern weitere Stützpunkte, als bei vielen *Nitzschia*-Arten der Kiel eine mittlere Einschnürung aufweist, deren Struktur stark an reduzierte Zentralporen erinnert, so daß z. B. GRUNOW in solchen Fällen von einem regelrechten „Mittelknoten" spricht. Außerdem aber, darauf möchte ich schon hier hinweisen, besitzen mehrere (ob alle?) Arten der Gattung *Hantzschia*, die von manchen Autoren mit Unrecht als Untergattung von *Nitzschia* aufgefaßt wird, eine typische Kanalraphe mit ausgebildeten Zentralporen! Näheres darüber bringe ich in der folgenden Arbeit.

Nach den vorstehenden Erörterungen dürfte es keinesfalls als verfehlt erscheinen, die Gattung *Denticula* als erste Gattung in die Reihe der Nitzschioideae zu stellen, wie es von GRUNOW geschehen ist, der damit in der richtigen Auffassung der Sache seinen Mitarbeitern zweifellos weit voraus war, allerdings ohne die Einzelheiten sicher zu kennen. Wenn ich trotzdem diese Verbindung nicht vornehme, sondern *Denticula* mit *Epithemia* zusammenbringe, so geschieht das aus dem Grunde, weil ich auch die Epithemioideae zwischen die Naviculoideae und Nitzschioideae stelle, und andere Momente dieses Verfahren als zweckmäßiger erscheinen lassen, während andererseits der Bau der Raphe kein Hindernis bildet.

Soweit der morphologische Aufbau der Zelle in Frage kommt, besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen *Epithemia* und *Denticula* nur in den Symmetrieverhältnissen, indem die Arten der Gattung *Epithemia* zur Apikalebene asymmetrisch, der Gattung *Denticula* dagegen diagonalsymmetrisch gebaut sind. Im übrigen stimmen die Schalen im Bauplan völlig überein. Bei beiden Gattungen finden wir dieselbe Form der Kammerung des Zellinnern durch die transapikalen, pervalvar tief eindringenden Rippen, so daß insbesondere die Gürtelbandansichten einander außerordentlich ähnlich sind. Die feinere Struktur der Zellwand beruht in jedem Falle auf einer Tüpfelung, die nur bei den zarter strukturierten Arten der Gattung *Denticula* in eine Punktierung, also lediglich eine mehr oder weniger modifizierte Tüpfelung, übergeht, während z. B. die gröber gezeichnete *Denticula van Heurcki* auch in der feineren Struktur völlig einer *Epithemia* (Fig. 12) gleicht. Wesentlich ist das Verhalten der Raphe innerhalb der Gattung *Epithemia*. Sie liegt auch hier wie bei *Denticula* innerhalb einer stärker lichtbrechenden Linie, sie zeigt auch hier

die Neigung zur Kielbildung und zur seitlichen Verschiebung bis in die Valvarkante, Knotenbildungen fehlen oder sind stark reduziert, der Raphenspalt ist ebenfalls sehr zart, und die Zentralporen sind wenig entwickelt; überhaupt ist, wie bei *Denticula*, das Raphesystem verhältnismäßig schwer sichtbar, so daß man erst durch die klassischen Untersuchungen von O. MÜLLER darauf aufmerksam wurde, während noch VAN HEURCK die Gattung zu den Fragilarioideae stellte. Von besonderem Interesse ist natürlich die Frage, ob auch die *Epithemia*-Arten bereits jene Andeutung von Kielpunkten zeigen, wie ich sie für *Denticula* festgestellt habe. Schon O. MÜLLER deutet in seiner ersten Zeichnung einer *Epithemia*-raphe solche Tüpfel an der Raphe an, brachte sie aber noch zu der Tüpfelung der übrigen Membran in Beziehung. Anders stellt FRICKE bei seiner Bearbeitung der Gattung für A. S. Atlas die Sache dar, und fast alle seine Figuren auf den Tafeln 249—251 geben die unregelmäßigen Flecke in der lichtbrechenden Linie wieder. Ich habe mich überzeugt, daß alle *Epithemia*-Arten diese Tüpfel besitzen, am deutlichsten ausgeprägt schienen sie mir bei *E. argus* (E.) Kütz. und ihren Varietäten zu sein (Fig. 12—14). Sie sind von den normalen Tüpfeln der übrigen Zellwand leicht und sicher zu unterscheiden und haben nichts mit ihnen zu tun: 1. sie liegen nur ausnahmsweise in der Verlängerung der transapikalen Reihen, 2. sie sind innerhalb der lichtbrechenden Linie mit unregelmäßigen Zwischenräumen verteilt, 3. sie sind meistens größer oder kleiner als die übrigen Tüpfel, nur selten von gleicher Größe. Bei Behandlung der *Denticula*-Arten habe ich darauf hingewiesen, daß der unter den Zentralporen liegende Fleck sich durch besondere Größe auszeichnet, gleichsam als sei er aus zwei ineinanderfließenden Tüpfeln entstanden; dasselbe ist bei *Epithemia* der Fall! Der Zentralknoten fehlt, aber an seiner Stelle liegt unter den Zentralporen ein großer Tüpfel. Den endgültigen Aufschluß über den Bau des ganzen Systems der *Epithemia*-Raphe erhalten wir durch Beachtung der Niveauunterschiede der in Frage kommenden Punkte. Der Raphenspalt liegt mit den transapikalen Tüpfelreihen in gleicher Höhe, während die Flecke in der lichtbrechenden Linie unter der Raphe, und zwar erheblich tiefer, liegen. Untersucht man die Stelle, wo die Raphe in die ventrale Schalenkante übergeht, so daß man seitlich gegen die Flecke sieht, so erleiden diese Flecke keine perspektivische Verkürzung wie es der Fall sein würde, wenn sie einer ebenen Grundmembran angehören würden, sondern sie bilden gegen den Schalenrand gewölbte Bogen, müssen also einer gekrümmten Fläche, d. h. einem Zylindermantel angehören.

Daraus folgt aber, daß das ganze Raphesystem der Epithemien ein an der Innenseite der Valva liegender zylindrischer Kanal ist, dessen Außenwand vom Raphenspalt durchschnitten wird, und dessen Innenwand eine Tüpfelreihe besitzt. Da eine die oben erwähnten Tüpfelbogen nach innen abgrenzende Basislinie kaum festzustellen ist (Fig. 15), halte ich es für möglich, daß die Flecke unter der Raphe nicht nur Tüpfel, sondern regelrechte Öffnungen im Kanalmantel darstellen, die die Bildung von Kielpunkten und Flügelkanälen einleiten würden! Derartige Röhrchen sind für *Epithemia* unnötig, weil der Kanal an der Innenseite der Schale liegt, der Raphenspalt aber im Niveau der Schalenoberfläche bleibt. Je mehr aber der Kanal nach außen vordringt, je mehr der Raphenspalt über das Niveau der Schale gehoben wird, je stärker gekielt oder gar geflügelt also die Schale gebaut wird, umso mehr müssen sich die Poren (Tüpfel) zu Röhrchen, die unter der Raphe liegenden Flecke zu Flügelkanälen entwickeln, und so kommen wir von *Epithemia* über *Denticula* zu den Nitzschioideae und endlich zu den Surirelloideae, die uns die Kanalraphe in höchster Vollendung zeigen.

MÜLLER gibt von *E. Hyndmanni* W. Sm. eine etwas abweichende Darstellung, allerdings nur für die Mittelpartie der Schale. Er sieht in dem vorgezogenen Membranstück in dem ventralen Raphenwinkel einen Zentralknoten. Tatsächlich erscheint bei manchen Arten diese Stelle infolge stärkerer Lichtbrechung als kegelförmige Membranverdickung, so daß ich die Existenz eines Zentralknotens, der aber wohl meistens stark reduziert ist, nicht in Abrede stellen will. Die unter dem Raphenspalt liegende Furche hat auch MÜLLER erwähnt, ebenso die darin befindlichen Tüpfel; er gibt jedoch den Raum vor dem Zentralknoten, wo die beiden Furchenäste zusammenstoßen, als frei von Tüpfeln an. Dabei hat aber MÜLLER den großen Tüpfel selbst als freien Raum angesehen, indem er die seitlichen bogenförmigen Begrenzungen übersehen hat. Ich gebe zu, daß *E. Hyndmanni* kein günstiges Objekt für diese Untersuchungen ist, da die Mittelpartie trotz der Größe der Zelle an sich wenig ausgeprägt ist; *E. Mülleri* und *E. argus* zeigen die tatsächlichen Verhältnisse weit besser. Auch die Abbildung, die MÜLLER von dem feineren Bau der Zellwand bei dieser Art gibt, ist nicht ganz der Wirklichkeit entsprechend; m. E. besteht die Primärmembran aus einer dünnen und zart, aber durchweg gleichmäßig poroiden Schicht, wie sie z. B. auch FRICKE in A. S. Atlas mehrfach wiedergibt (Fig. 16).

SCHÜTT stellt die Epithemien in die Gruppe der Naviculoideae; daß das aber unzweckmäßig ist, dürfte aus meiner Schilderung vom Bau der *Epithemia*-Raphe genügend hervorgehen. Bei den Naviculeen durchsetzt der Raphenspalt als eine mehr oder weniger gebrochene Ebene die Zellwand in ihrer ganzen Dicke, bei *Epithemia* dagegen nur die Außenwand eines zylindrischen Kanals; bei den Naviculeen steht die Raphe durch die innere Rinne in ihrer ganzen Länge mit dem Zellinnern in Berührung, bei *Epithemia* nur durch einzelne Poren; in einem Falle sind Knoten vorhanden und für das Zustandekommen des Plasmastromes von erheblicher Bedeutung, im andern fehlen sie, und das Plasma kann wahrscheinlich an beliebigen Stellen in den zylindrischen Kanal ein- und austreten: die *Epithemia*-Raphe ist ein Übergangsstadium zwischen der *Navicula*-Raphe und der eigentlichen Kanalraphe! Darum habe ich bereits 1914 die selbständige Gruppe der Epithemioideae gebildet und ihr den Platz zwischen den Naviculoideae und den Nitzschioideae angewiesen; daß auch *Denticula* hierher zu rechnen ist, dürfte nach den vorstehenden Ausführungen wohl einwandfrei erwiesen und somit der Einspruch CHOLNOKYs gegen meine Ansicht über die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Diatomeen völlig unbegründet sein.

Zitierte Literatur.

BOYER, CH. S., Synopsis of North American Diatomaceae. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, vol. LXXVIII, LXXIX; 1926/27.

CHOLNOKY, B. V., Adnotationes criticae ad Floram Bacillariearum Hungariae. Ung. Bot. Blätter, 1927, H. 1/12.

DE TONI, G. B, Sylloge Algarum, vol. II, Bacillarieae, sect. I, Rhaphideae. Padua 1891.

GRUNOW, A., Die österreichischen Diatomaceen, 2. Folge. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1862.

HEURCK, H. VAN, Synopsis des Diatomées de Belgique. Anvers 1880/81.

— — —, A Treatise on the Diatomaceae. London 1896.

HUSTEDT, FR., Bacillariales aus den Sudeten und einigen benachbarten Gebieten des Odertales. Arch. f. Hydrobiol., Bd. X, 1914.

— —, Fossile Bacillariaceen aus dem Loa-Becken in der Atacama-Wüste, Chile. Ebenda, Bd. XVIII, 1927.

MÜLLER, O., Kammern und Poren in der Zellwand der Bacillariaceen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XVI, 1898.

RALFS, J., Diatomaceae in A. PRITCHARD, A History of Infusoria, Fourth Edit. London 1861.

SCHMIDT, A., Atlas der Diatomaceenkunde. Leipzig 1874—1927.

SCHÜTT, FR., Bacillariales in ENGLER-PRANTL, Nat. Pflanzenfam., I. Teil, Abt. 1b. Leipzig 1896.

Figurenerklärung zu Tafel III.

Alle Figuren wurden mit Hilfe des ABBEschen Zeichenapparates nach einem SEIBERTschen Mikroskop entworfen. Objektiv Seib. 2 mm Apochr. (num. Apert. 1,40) in Verbindung mit perisk. Ocul. 8 × (1000 fach), 12 × (1500 fach), Komp. Ocul. Nr. 12 (1800 fach), Komp. Ocul. Nr. 18 (3300 fach).

Fig. 1—5. *Denticula van Heurcki.*
1. Schalenansicht, 1500/1.
2. Gürtelbandansicht, 1500/1.
3. Teil der Schale von der Innenseite, 3300/1.
4. Teil der Struktur, 3300/1.
5. Mittlerer Teil der Raphe, 3300/1.

Fig. 6—9. *Denticula valida.*
6. Schalenansicht, 1500/1.
7. Teil der Gürtelbandansicht, 1500/1.
8. Schale in etwas gekanteter Lage, 1500/1.
9. Mittlerer Teil der Raphe, 3300/1.

Fig. 10—11. *Denticula thermalis.*
10. Schalenansicht, 1500/1.
11. Etwas gekantete Schale mit Raphe, 1500/1.

Fig. 12. Mittlerer Teil der Valva von *Epithemia argus*, 1500/1.
Fig. 13. Mittlerer Teil der Raphe derselben Art, etwas schief liegend, 3300/1.
Fig. 14. Mittlerer Teil der Raphe von *Ep. Muelleri*, 3300/1.
Fig. 15. *Ep. argus*, Ansicht der Raphe von der Seite, Bild am Schalenrand zwischen Mitte und Ende einer Valva, 1800/1.
Fig. 16. Struktur von *Ep. turgida*, 1800/1.

---

14. Friedrich Hustedt: Untersuchungen über den Bau der Diatomeen, V—VI.

(Mit 6 Figuren auf Tafel III.)

(Eingegangen am 7. Februar 1928. Vorgetragen in der Februarsitzung.)

V. Über den Bau der Raphe bei der Gattung *Hantzschia* Grun.

Bei der Bearbeitung der Nitzschien für A. S. Atlas habe ich auf Taf. 345, Fig. 24, die Gürtelbandansicht einer Schale von *Hantzschia virgata* (Rop.) Grun. dargestellt und dabei auf die mit Zentralporen ausgestattete Raphe hingewiesen, die in dieser Form bei den Nitzschioideen nicht vermutet wurde. Ich habe seinerzeit dazu bemerkt, daß vielleicht eine neue Gattung vorliegen könne, die einen interessanten Übergang zwischen den *Naviculoideae-Epithemioideae* einerseits und den *Nitzschioideae* andererseits bedeuten würde. SCHULZ bemerkt in seinen „Danziger Diatomeen“[1]), daß er eine Raphe bei *Hantzschia virgata* noch nie gesehen habe, so

1) Botan. Archiv, Bd. XIII, H. 3—4, 1926.

daß damit an der Richtigkeit meiner Beobachtung ein leiser Zweifel zum Ausdruck kommt. In Verbindung mit meinen Untersuchungen über die Gattung *Denticula* erschien es mir wünschenswert, auch diese Sache einer erneuten Prüfung zu unterziehen, da eine optische Täuschung bei einer einzelnen Beobachtung natürlich immer vorkommen kann, obgleich ich das in meinem Falle als völlig ausgeschlossen betrachtete. Der Sicherheit halber wählte ich Material von einem andern Standort, und zwar Brackwassermaterial von Creswell (England), das reichlich *Hantzschia virgata* und *H. marina* enthielt: in allen Fällen vermochte ich bei *H. virgata* die Zentralporen zu erkennen und den Raphenspalt zu verfolgen, wie ich es in der erwähnten Abbildung angedeutet habe, und damit steht die Existenz von Zentralporen bei einer Kanalraphe von Nitzschioideen einwandfrei fest. Daß ein Raphenspalt vorhanden sein mußte, war an sich selbstverständlich; neu sind aber an meiner Beobachtung zwei Dinge: 1. das schon erwähnte Vorhandensein der Zentralporen, 2. die unerwartete Lage des Raphenspaltes. Alle Nitzschien zeichnen sich bekanntlich durch gekielte Schalen aus, der Kiel liegt entweder in der Mittellinie der Schale oder mehr oder weniger exzentrisch, d. h. transapikal verschoben. Die beiden Teile der Valva stoßen im allgemeinen im Kiel unter einem spitzen Winkel zusammen, so daß die Transapikalebene der meisten Nitzschien von rhombischem Umriß ist. Bei den tatsächlich eingehend untersuchten Arten der Gattung *Nitzschia* i. e. S. verläuft die Kanalraphe auf dem Grat des Kiels, fällt also bei exzentrischer Lage mit dem Schalenrand zusammen, gleichviel ob man die Zelle in breiter Schalenansicht oder von der Gürtelbandseite aus betrachtet. Diese Verhältnisse von der Lage der Raphe wurden ohne weiteres auf alle Nitzschioideen übertragen, wie wir aber sehen werden, sehr mit Unrecht.

Die Arten der Gattung *Hantzschia* unterscheiden sich durch die Symmetrieverhältnisse von den eigentlichen *Nitzschia* Arten. Sie besitzen dorsiventral gebaute Zellen, die zur Valvarebene spiegelconsimil sind, während bei der Gattung *Nitzschia* i. e. S. Diagonalsymmetrie vorherrscht, von der nur die Formen mit zentrischem Kiel eine Ausnahme bilden, die aber wiederum nicht dorsiventral gebaut sind. Die Transapikalebene der *Hantzschia*-Arten ist rechteckig, so daß wir im Gegensatz zu den übrigen Nitzschien von einem gut ausgeprägten Schalenmantel reden können, der mit der Valvarfläche nahezu einen rechten Winkel bildet. Beide Kiele einer Zelle verlaufen an den ventralen (konkaven) Valvarkanten, und man setzte als selbstverständlich voraus, daß der Grat des Kieles mit dem Spalt der Kanalraphe in der äußersten

Grenzlinie der Valvarfläche zu suchen sei. Die Untersuchung der *Hantzschia virgata* ergab zunächst für diese Art ein aus der abweichenden Form der Transapikalebene resultierendes völlig verändertes Bild. Die Raphe liegt weder in der Valvarebene noch in der Valvarkante, sondern unterhalb der Valvarebene im ventralen Schalenmantel! Die Zentralporen (Fig. 17) liegen sehr nahe beieinander und sind mehr oder weniger pervalvar nach innen abgebogen, ein Zentralknoten ist kaum zu bemerken, er ist stark reduziert. Die beiden Raphenäste nähern sich von den Poren aus schnell der Valvarkante, um dann ziemlich parallel mit ihr bis in die Nähe der Apices zu verlaufen. Erst kurz vor den Enden (Fig. 18) biegt der Spalt über die Valvarkante in die Valvarfläche über, um in winzigen Endknoten im apikalen Schalenmantel zu enden. Die Endknoten sind in Schalenansicht nicht zu sehen, in Gürtelbandlage der Zelle sind sie dagegen von den Endknoten der kleinen *Navicula*-Arten nicht zu unterscheiden. Der Kanal, dessen äußere Wand der Raphenspalt durchsetzt, ist nur seicht und zeigt an der inneren Mantelfläche dieselben Poren, wie ich sie für *Epithemia* und *Denticula* beschrieben habe, und wie sie für die Nitzschien allgemein charakteristisch sind. Die zwischen den Poren liegenden Membranteile, die Kielpunkte, sind durch Rippen verstärkt, die beiderseits verlängert sind. In der Valvarfläche werden sie allmählich schwächer und erreichen den gegenüberliegenden Rand nicht, ihre Länge ist aber sehr variabel. Den ventralen Schalenmantel dagegen durchschneiden sie bis zum Rande, nur die vor den Zentralporen liegenden Rippen enden noch vor den Poren und lassen den ganzen Raum vor sich frei. Auch hier fehlt unter den Zentralporen die innere Zylindermembran, so daß wir hier dieselbe größere Öffnung wie bei *Epithemia* und *Denticula* finden. Da der Kanal noch in der Schalenoberfläche liegt, nicht aber flügelartig gehoben ist, ist auch eine Umwandlung der Poren in Flügelkanäle bei *Hantzschia virgata* noch nicht erfolgt, und ohne die Verstärkung durch die verlängerten Rippen würden die Kielpunkte unscheinbare Gebilde sein.

Bei diesem Ergebnis liegt es nahe, auch die übrigen Arten der Gattung auf den Raphenbau zu untersuchen. Ich hatte bereits 1922 bei meiner ersten Beobachtung an *H. virgata* mich kurz mit der Sache beschäftigt, aber ohne Erfolg, während die jetzige Wiederholung ein positives Resultat hatte. Mit *H. virgata* kam *H. marina* (Donk.) Grun. in demselben Material vor, und so wandte ich mich dieser Art zunächst zu. Wie bei *H. virgata* liegt auch hier der Kiel größtenteils auf dem ventralen Schalenmantel, dringt aber in der Regel mit seiner stark eingezogenen Mitte noch weiter pervalvar

nach innen vor (Fig. 19), während er sich schneller der Valvarkante nähert und zuletzt ebenfalls in der Valvarfläche verläuft, um wiederum im apikalen Mantelteil zu enden. Er ist während seines Verlaufes viel schärfer gegen die übrige Schale abgesetzt, als es bei *H. virgata* der Fall ist, und erscheint, als sei er von zwei sehr schmalen Rinnen scharf begrenzt. Die Valvarfläche ist im mittleren Teil der Ventralseite ebenfalls eingezogen und vertieft sich hier allmählich pervalvar muldenartig bis an den Kiel. Bei Betrachtung der Zelle von der Ventralseite aus erkennt man bald in der Mittellinie des Kiels den sehr feinen Raphenspalt, aber die Zentralporen sind äußerst schwer und nur in bestimmter Lage sichtbar. Kurz vor der Mitte biegen nämlich die zentralen Enden der beiden Raphenäste häufig mehr oder weniger nach der inneren Seite (pervalvar) ab, so daß die Zentralporen dann nicht mehr in der Mittellinie des Kiels liegen, wo man sie naturgemäß zu suchen pflegt, sondern seitlich am Kiel und daher in ungünstiger Lage durch die rinnenartige Struktur seiner Grenzlinie verdeckt! Außerdem sind sie nur durch einen äußerst geringen Zwischenraum voneinander getrennt, so daß es peinlichster Aufmerksamkeit und sehr guter Optik bedarf, um die zarten Poren voneinander tatsächlich unterscheiden zu können. Die Zentralknoten fehlen vollkommen, die Endknoten sind jedoch deutlicher als bei *H. virgata*, aber auch nur in Gürtelbandansicht der Zelle zu sehen. Die Poren an der inneren Mantelfläche des Raphenkanals entsprechen denen der vorigen Art, auch die Kielpunkte sind verlängert, und zwar erreichen sie auch den dorsalen Valvarrand, enden also nicht, wie bei *H. virgata*, innerhalb der Valvarfläche; die vor den Zentralporen stehende Rippe ist wie immer verkürzt.

Die häufigste Art der Gattung ist *H. amphioxys* (Ehr.) Grun., und bei ihr sind die Zentralporen viel leichter sichtbar als bei den beiden bisher erwähnten Arten, so daß ich überrascht war, daß sie uns bisher überhaupt entgehen konnten. VAN HEURCK spricht zwar von einem rudimentären Mittelknoten bei dieser Art, doch beruht das auf völliger Verkennung der tatsächlichen Verhältnisse. Der Kiel liegt bei *H. amphioxys* fast ganz in der ventralen Valvarkante, aber der Raphenspalt befindet sich wie bei den beiden andern Arten an der Ventralseite und biegt ebenfalls kurz vor den Schalenenden in die Valvarfläche über. In der Mitte biegt die Raphe stark und plötzlich nach innen aus und zeigt hier sehr deutlich die ziemlich entfernt gestellten Zentralporen (Fig. 20). Diese Zentralporen sind auch in Schalenansicht zu erkennen, sobald die Randschatten durch entsprechende Beleuchtung vermieden werden und man tief genug einstellt! Ein

Zentralknoten fehlt, wo in der Literatur davon die Rede ist, bezieht sich die Angabe auf die größere Öffnung an der Innenseite des Mantels des Raphenkanals. Die Endknoten liegen im apikalen Schalenmantel und sind ziemlich klein. Die vom Raphenkanal ins Zellinnere führenden Poren sind bei *H. amphioxys* im Verhältnis viel kleiner als bei den beiden vorigen Arten. Während bei ihnen der Durchmesser der Poren größer ist als die Breite des zwischen den Poren befindlichen Membranstückes, ist das Verhältnis bei *H. amphioxys* umgekehrt. In Schalenansicht erscheinen daher bei *H. virgata* und *H. marina* die Zwischenstücke zwischen den Poren, bei *H. amphioxys* dagegen die Poren selbst als „Kielpunkte". Derselbe Bedeutungswechsel tritt auch bei andern Nitzschien ein, so daß der Ausdruck in morphologisch-terminologischer Hinsicht nicht einwandfrei ist, wenn man ihn der Einfachheit halber auch in den Diagnosen gut verwenden kann.

Die bei den drei hier untersuchten Arten vorgefundenen Verhältnisse im Bau der Raphe möchte ich nicht auf alle Arten der Gattung, wenigstens in ihrem heutigen Umfange, übertragen, obgleich sie wahrscheinlich zutreffen werden für alle dem Formenkreise von *H. amphioxys* angehörigen Spezies, wenn auch hier und da mit geringfügigen Modifikationen. Bei *Hantzschia Weyprechti* Grun., die auch durch die gerade Ventrallinie ihrer Schalen von den anderen Arten abweicht, vermochte ich bisher keine Zentralporen aufzufinden. Wenn wir aber im übrigen den Gesamtaufbau des Raphensystems bei *H. virgata*, *H. marina* und *H. amphioxys* überblicken, so müssen wir feststellen, daß gegenüber dem Raphenbau bei *Epithemia* und *Denticula* wirklich tiefgreifende Unterschiede nicht vorhanden sind. Der Bau des Kanals stimmt in den wesentlichen Zügen in den genannten Gattungen überein, nur in seiner Lage besteht ein charakteristischer Gegensatz. Bei *Epithemia* und *Denticula* liegen die zentralen Enden der Raphenäste vorwiegend in der Valvarfläche oder (bei *Denticula* z. T.) höchstens transapikal bis an den Schalenrand verschoben, bei *Hantzschia* finden wir dagegen die Zentralporen im ventralen Schalenmantel, während die Raphenenden kurz vor den Apices auf die Valvarfläche übergehen. Außerdem zeigen diese Untersuchungen, daß auch die typische Kanalraphe der Nitzschioideae keinesfalls das Vorhandensein von Zentralporen ausschließt, und es erscheint mir einstweilen sehr zweifelhaft, ob nicht auch unter den Arten der Gattung *Nitzschia* i. e. S. noch Formen vorhanden sind, die ebenfalls im Besitz von Zentralporen sind. Wie weit meine Vermutung zutrifft, werde ich durch weitere Untersuchungen festzustellen versuchen. Sicher ist jedenfalls, daß die Kanal-

raphe in ihren Anfängen wesentliche Eigenschaften der *Navicula*raphe beibehalten hat, und daß die endgültige Reduktion der Knotenbildungen mit ihrem kompliziert gebauten Porensystem erst innerhalb der Nitzschioideae erfolgt ist.

VI. Zur Kenntnis der Gattung *Cylindrotheca* Rabh.

RABENHORST gab 1859 unter Nr. 801 seiner Algen Europas eine nach seiner Ansicht neue Diatomeenspecies unter dem Namen *Cylindrotheca Gerstenbergeri* Rabh. heraus. Spätere Untersuchungen ergaben jedoch, daß sie mit der bereits 1849 in KÜTZING, Spec. Algar. S. 89 beschriebenen *Ceratoneis gracilis* Bréb. und der von W. SMITH 1853 in Syn. Brit. Diat. Bd. I, S. 43, Taf. XV, Fig. 123 als *Nitzschia taenia* W. Sm. bezeichneten Form identisch war, so daß sie unter dem Namen *Cylindrotheca gracilis* (Breb.) Grun. in die neuere Literatur Eingang fand. Da die Art bisher nur sehr selten beobachtet wurde, und die einzelnen Zellen nur zart gebaut sind, wurde sie nicht eingehender untersucht, und ihre systematische Stellung blieb umstritten. Während P. PETIT und später F. SCHÜTT sie zu den Rhizosolenien in Beziehung brachten, wollten PERAGALLO, VAN HEURCK und GRUNOW sie als eine den Nitzschien nahe verwandte Form betrachten, und zwar, wie ich gleich zeigen werde, mit Recht.

Die Zellen sind im lebenden Zustande sehr hyalin, ihre Wände sind nur schwach verkieselt und fallen beim Eintrocknen gewöhnlich derart zusammen, daß man den ursprünglichen Zusammenhang der einzelnen Teile kaum noch erkennen kann. Die Enden der im allgemeinen langgestreckt-zylindrischen Zellen sind schnabelartig vorgezogen und mehr oder weniger leicht kopfig, das Mittelstück zeigt mehrere spiralig um den Zellkörper verlaufende Linien, von denen in der ruhenden Zelle zwei (nicht mehr, wie an verschiedenen Stellen angegeben wird) punktiert sind. PETIT faßte diese Spirallinien als den Imbricationslinien der Zwischenbänder bei den Rhizosolenien entsprechende Gebilde auf, und die sich daraus ergebende Verkennung der eigentlichen Schalenform mußte notwendigerweise zu der falschen systematischen Stellung führen, *Cylindrotheca* als zentrische Diatomee zu den Rhizosolenien zu bringen.

Die genaue Betrachtung des Linienverlaufs ergibt ein völlig abweichendes Resultat. Alle erkennbaren Linien laufen nebeneinander von einem Zellende zum andern, ohne sich an irgend einer Stelle zu berühren. Da keine weiteren Trennungslinien

sein, die Schalen und Gürtelbänder gegeneinander abgrenzen, d. h. die Schalen bilden den wesentlichsten Teil des Zylindermantels, nicht aber, wie bei den Rhizosolenien, nur die kappenförmigen Enden. Daraus geht hervor, daß die die Zellenden verbindende Achse nicht die Pervalvarachse, wie PETIT, SCHÜTT u. a. fälschlich angenommen hatten, sondern die Apikalachse ist, und mit diesem Ergebnis entfiel jede Wahrscheinlichkeit, *Cylindrotheca* überhaupt als zentrische Diatomee anzusprechen. Wir haben in ihr den stabförmigen Zellkörper einer pennaten Diatomee von durchaus symmetrischem bzw. consimilem Bau vor uns, deren Symmetrieverhältnisse durch starke Torsion der Zelle um die Apikalachse scheinbar verändert worden sind. Ich erwähnte bereits, daß zwei der Spirallinien eine Punktierung aufweisen, die mit den Kielpunkten den Nitzschien vergleichbar ist, so daß die Vermutung, in *Cylindrotheca* eine hierher gehörige Form vor sich zu haben, viel Berechtigung für sich hatte. Die bisher genannten Gründe hatten mich bewogen, bei der Bearbeitung der Kieselalgen für die Kryptogamen-Flora von L. RABENHORST die Gattung *Cylindrotheca* nicht als Rhizosolenie aufzuführen, obgleich die Verbindung mit den Nitzschien einstweilen noch nicht einwandfrei feststand. Es war mir nämlich nicht möglich gewesen, die eigentliche Kanalraphe innerhalb der Punktreihen zu erkennen, und ebenso vermißte ich in der Literatur Angaben, inwieweit Bewegung lebender Zellen beobachtet worden sei. Ich war noch mit der Untersuchung der Angelegenheit beschäftigt, als ich, rein zufällig, lebendes Material erhielt! Herr Dr. L. GEITLER vom botanischen Institut in Wien übersandte mir eine kleine Probe mit lebenden Diatomeen von Kritzendorf bei Wien mit der Bitte, meine Aufmerksamkeit einer zarten, spindelförmigen Diatomee zuzuwenden, die vielleicht *Cylindrotheca gracilis* sein könne, aber Eigenbewegungen ausführe[1]). Die Nachprüfung ergab, daß die Bestimmung richtig war, und nachdem ich das Material einen Tag der Ruhe überlassen hatte, konnte ich auch selbst die Bewegungsfähigkeit der fraglichen Form feststellen. Mit der Vorwärtsbewegung ist gleichzeitig eine Drehung um die Apikalachse verbunden, und da keine weitere Membrandurchbrechung in Form einer Raphe vorhanden ist, muß diese schraubelnde Bewegung in Beziehung stehen zu den spiraligen Punktreihen. Die Punkte entsprechen somit tatsächlich den Kielpunkten der Nitzschien, und *Cylindrotheca* ist daher dieser Gruppe systematisch beizuordnen.

---

1) Für die Übersendung des Materials und für die gütige Erlaubnis, es nach meinem Belieben verwenden zu dürfen, spreche ich Herrn Dr. GEITLER

Bei der einzigen bisher bekannten Art der Gattung (Fig. 21) erreicht die Apikalachse eine Länge von etwa 60—230 μ, bei einem Durchmesser des zylindrischen Mittelteils von etwa 4—5 μ. Die Schalen sind langgestreckt linear, an den Enden schnabelartig verdünnt und lang vorgezogen, etwa 2½ mal um die Apikalachse tordiert. Sie besitzen einen zentral gelegenen Kiel, der aber kaum merklich nach außen vorspringt, mit etwa 20 Kielpunkten in 10 μ. Die Gürtelbänder sind sehr schmal, gewöhnlich scheint in der ruhenden Zelle nur eins entwickelt zu sein. Die Zellwände lassen infolge der schwachen Verkieselung keine Andeutung einer feineren Struktur erkennen. MERESCHKOWSKY stellte zuerst den Zellinhalt richtig dar. Die Chromatophoren haben die Gestalt rundlicher Plättchen, die den Schalen anliegen und in ihrer spiraligen Anordnung dem Bauplan der ganzen Zelle angepaßt sind (Fig. 22). Bei den mir vorliegenden Individuen enthielt jede Zellhälfte 3 oder 4 Plättchen, doch fand MERESCHKOWSKY (Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7, vol. VII, Taf. 4, Fig. 21, 1901) in besonders großen Exemplaren auch eine erheblich größere Zahl, bis etwa 20 in jeder Zellhälfte, während die kleinsten Formen unter Umständen nur 1—2 Plättchen enthalten. Außer der Zahl der Chromatophoren variiert auch die äußere Form der Zelle, indem neben den geraden auch sigma- oder sichelförmig gekrümmte Individuen auftreten.

Über die Verbreitung der *Cylindrotheca gracilis* lassen sich zur Zeit noch keine zuverlässigen Angaben machen. Sie liegt bisher nur von wenigen europäischen und nordamerikanischen Fundorten (BOYER erwähnt sie allerdings in seiner neuesten Arbeit über die nordamerikanischen Diatomeen nicht!) vor, doch ist sie zweifellos nur übersehen. Sie bewohnt stark eutrophierte, auch schwach salzige Gewässer mit stehendem Wasser, ist aber nur im frischen oder geglühten Material zu erkennen; in Balsampräparaten ist sie unsichtbar, durch Kochen in Säuren wird sie zerstört.

Figurenerklärung zu Tafel III.

(Vgl. die Bemerk. zu der vorherg. Arbeit.)

Fig. 17. Mittlerer Teil der Valva von *Hantzschia virgata* in Gürtelbandlage, 1800/1.

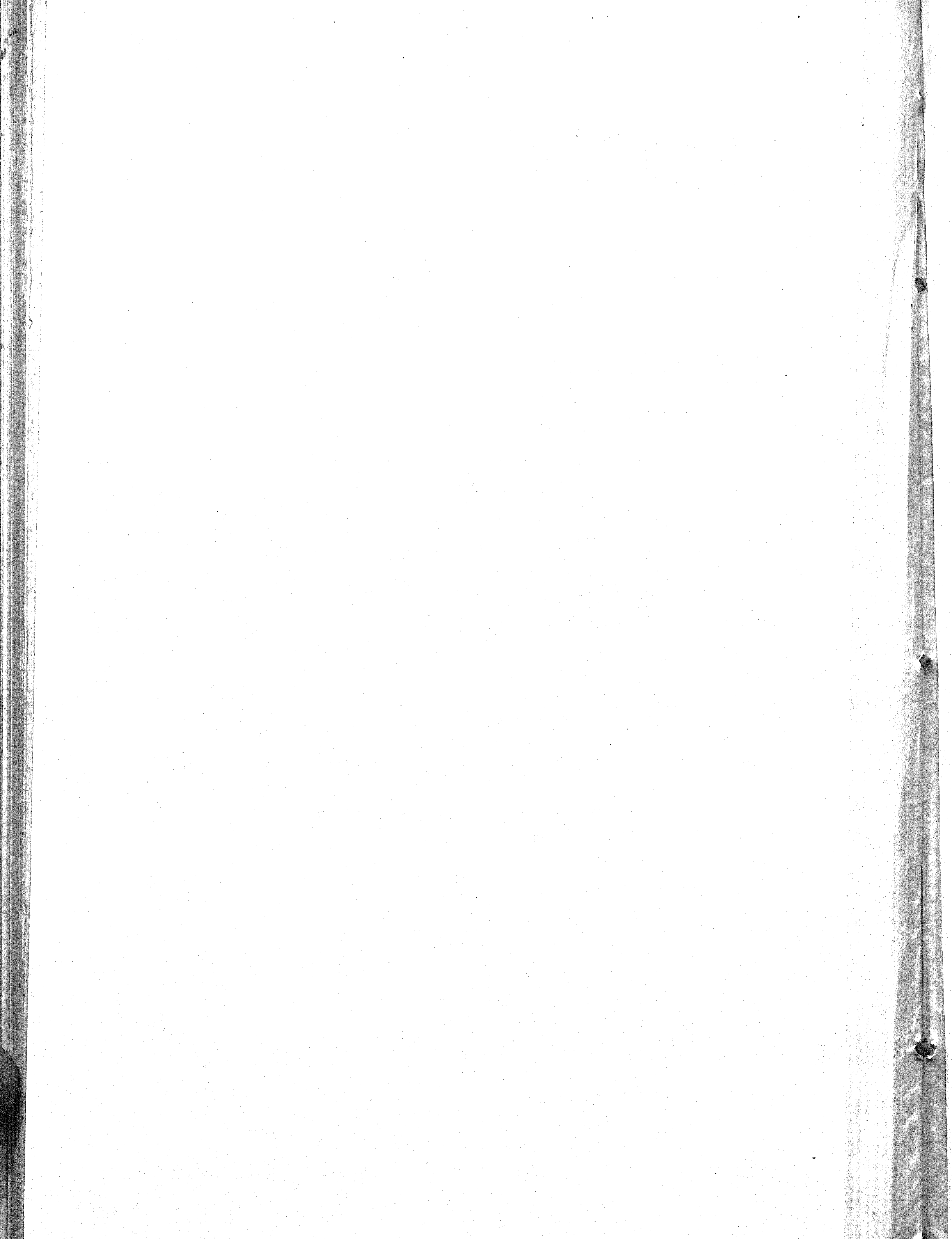
Fig. 18. Ende der Valva derselben Art in Schalenansicht, 1800/1.

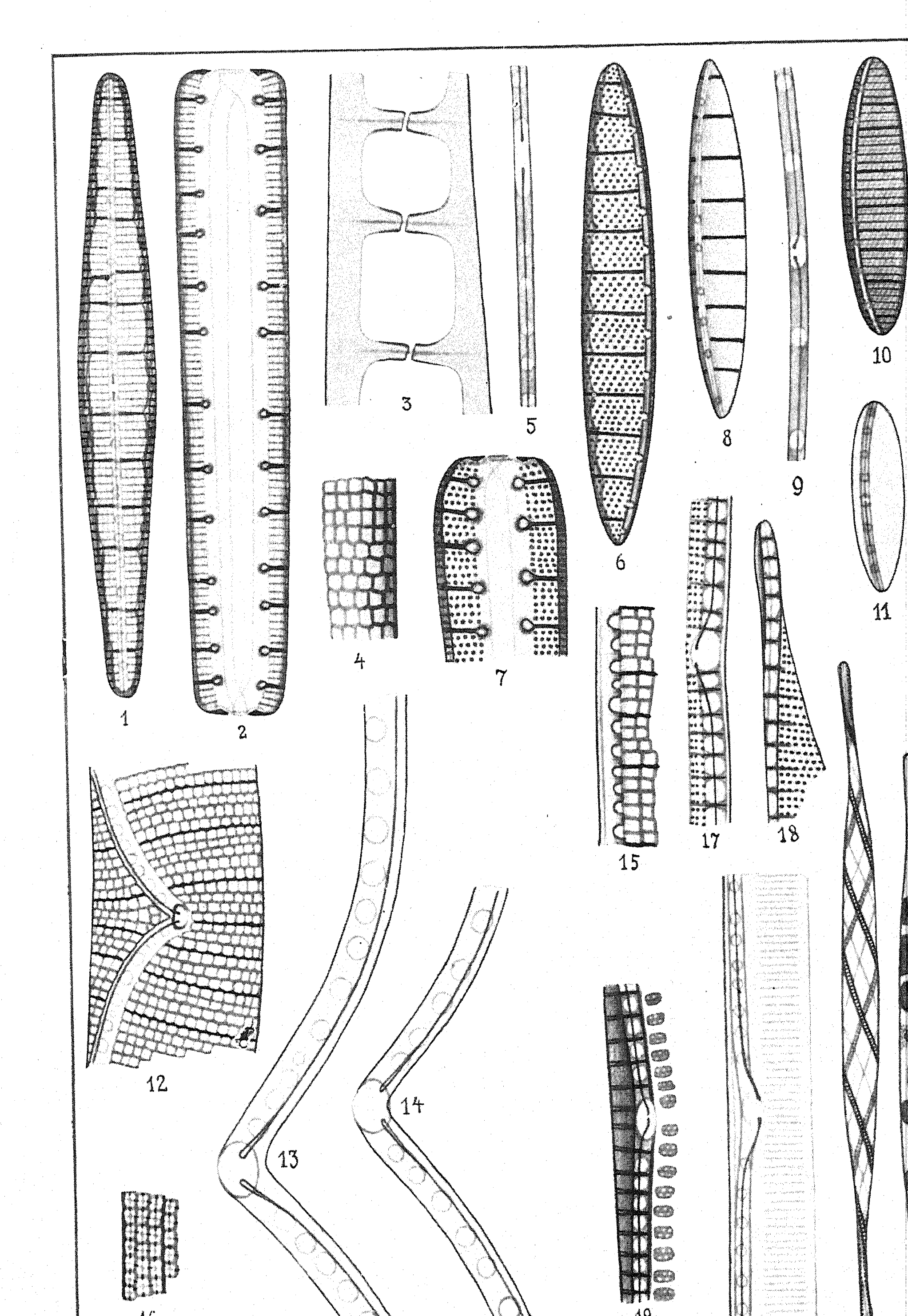
Fig. 19. *Hantzschia marina*, Teil der Valva wie in Fig. 17, 1800/1.

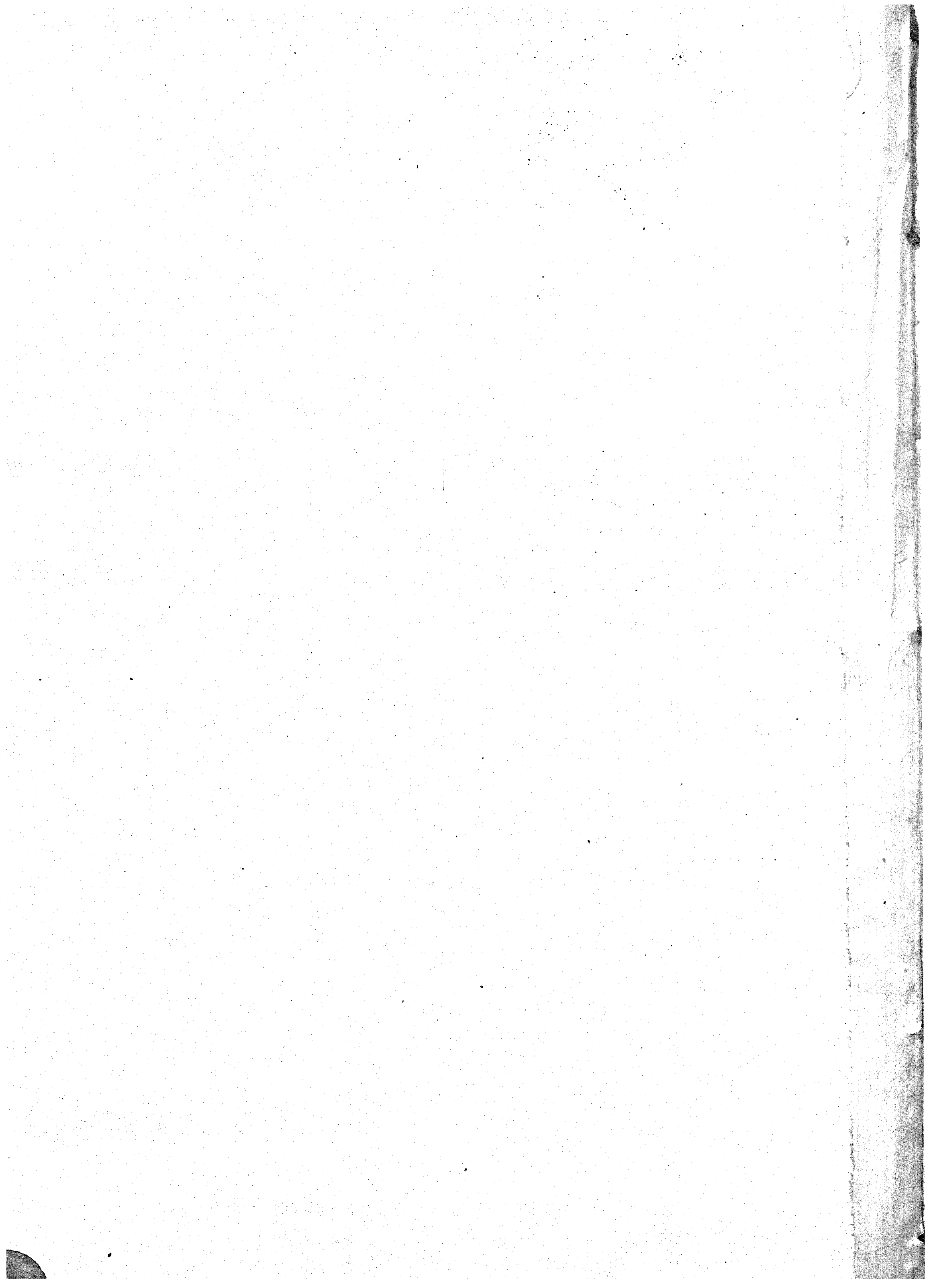
Fig. 20. *H. amphioxys*, ebenso, 1800/1.

Fig. 21, 22 *Cylindrotheca gracilis*, 21 nach geglühtem Exemplar, 22 nach dem Leben, mit Chromatophoren, 1000/1.






1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
17
18



Achtung! *Das Generalversammlungsheft (Schlußheft) für 1927 ist am 21. April ausgegeben und allen Mitgliedern, die 1927 der Gesellschaft angehörten, zugesandt worden.*

Das Programm für die Generalversammlung zu Pfingsten d. J. in Bonn wird etwa am 10. Mai ausgegeben und allen Mitgliedern als besondere Drucksache zugeschickt werden.

Sitzung vom 30. März 1928.

Vorsitzender: Herr F. HERRIG.

Der Vorsitzende macht Mitteilung davon, daß unsere Gesellschaft zwei Mitglieder durch den Tod verloren hat, nämlich Herrn

Gustav Lehmann,

Professor, Gymnasiallehrer i. R. in **Templin** (Uckermark), der am 7. März 1928 nach schweren Leiden im 75. Lebensjahre entschlief, und Herrn

Dr. Bruno Schröder,

Konrektor in **Breslau.**

Die Anwesenden erheben sich zu Ehren der Verstorbenen von ihren Plätzen.

Der Vorsitzende verliest ein Schreiben von Herrn Professor Dr. S. NAWASCHIN in Moskau, durch das sich dieser für das Glückwunschschreiben der Gesellschaft zu seinem 70. Geburtstage bedankt.

Als neues Mitglied wird vorgeschlagen:

Becking, Dr. **L. G. M. Baas,** Professor an der **Stanford University,** Cal. U. S. A. (durch F. A. F. C. WENT und A. PULLE).

Zu ordentlichen Mitgliedern werden ernannt:

Gail, Harry, Assistent in **Wladiwostok,**
Ludwig, Dr. **Karl,** in **Kiel,**
Port, Jaan, Mag. der Botanik in **Dorpat,** z. Zt. in **Berlin-Dahlem,**
Schumacher, Dr. **W.,** Assistent in **Bonn,**
Utermöhl, Dr. **Hans,** Assistent in **Plön i. H.**

---

früchten ebenso mit entsprechenden Änderungen des Substrates und der Außenbedingungen verknüpft sein[1]). Es ist klar, daß bei der Perithezienbildung auch andere Faktoren außer den eben erwähnten mitspielen, vor allem in Fällen, wo noch niemals Perithezienbildung beobachtet wurde [es müssen hier „innere" Ursachen, die sich auf den Pilz selbst beziehen, z. B. noch nicht abgeschlossene Entwicklung, evtl. Heterothallismus (JACZEWSKI (13)) vermutet werden], doch scheint uns in der Untersuchung der Außenfaktoren gegenwärtig der einzige Weg zu liegen, um die Bedingungen der Perithezienbildung aufzuklären.

Meine Beobachtungen über die Bildung von Perithezien im Freien im Jahre 1923 zeigten, daß in der Umgebung von Moskau der Zeitabstand zwischen dem Beginn der Konidienbildung und der Entstehung von Perithezien für verschiedene Mehltauarten 3—6 Wochen beträgt (8). Im frühen Sommer schien die Zeitspanne zwischen dem Beginn der Konidien- und Perithezienbildung größer zu sein, als im Spätsommer, man könnte hier an einen Zusammenhang mit der Temperatur denken. Im Jahre 1925 habe ich (gemeinsam mit Frau ORLOWA-BORISSOWA) Infektionsversuche mit Erysiphaceen ausgeführt und den Einfluß der metereologischen Elemente auf die Perithezienbildung näher untersucht. Über die Ergebnisse dieser Untersuchungen wird an anderer Stelle genauer berichtet (9), hier möchte ich nur darauf hinweisen, daß irgendwelche gesetzmäßige Abhängigkeit zwischen der Perithezienbildung, der Niederschlagsmenge und der relativen Luftfeuchtigkeit im Freien nicht festzustellen war. Dagegen erhielten wir eine deutliche Abhängigkeit der Perithezienbildung von der Temperatur. Es stellte sich heraus, daß die Summe der Temperaturen, die von Beginn der Konidienbildung bis zur Anlage von Perithezien

1) Eine besondere Stellung in bezug auf die Perithezienbildung nimmt der Eichenmehltau ein, der plötzlich, nachdem er jahrelang (seit 1907) in Europa nur Konidien produzierte, 1919—20 zur massenhaften Perithezienbildung in verschiedenen Gebieten überging, ohne daß irgendwelche bedeutende Änderungen der Außenfaktoren zu konstatieren waren. Meine Versuche, die Bildung von Schlauchfrüchten auch auf *Fagus silvatica* L. zu veranlassen, blieben bis jetzt erfolglos, obwohl das *Oidium* junge Buchenblätter ziemlich leicht befällt. Diese Erscheinung könnte entweder dadurch erklärt werden, daß der Eichenmehltau auf Buchenblättern kein so passendes Substrat für seine Entwicklung findet wie auf Eichenblättern, oder es könnte auch vermutet werden, daß eine Buchenrasse des Eichenmehltaus nur erst im Entstehen begriffen ist und die Perithezienbildung auf Buchen erst später (ebenso wie es auf den Eichen in Europa der Fall gewesen ist) einsetzen wird. Eine Antwort darauf bleibt abzuwarten.

berechnet wurde, annähernd konstant war. Diese Temperatursumme betrug in der Zeit von Ende Juli bis Anfang September gegen 310—320° C. für den Mehltau auf *Alchemilla vulgaris* L. und *Caragana arborescens* Lam.[1]).

Um die Beobachtungen von BLUMER (2) über den Einfluß von äußeren Faktoren auf die Entwicklung von Mehltaupilzen nachzuprüfen, unternahm ich im Sommer 1927 Infektionsversuche mit *Sphaerotheca Humuli* auf *Alchemilla vulgaris*. Es wurden in Blumentöpfe verpflanzte *Alchemilla*-Pflanzen mit Konidien des Mehltaus infiziert und unter Glasglocken, die mit feuchtem Papier ausgekleidet waren, im Laboratorium vor einem Fenster aufgestellt. Kontrollpflanzen wurden im Laboratorium ebenso vor einem Fenster gehalten. Die relative Luftfeuchtigkeit betrug unter der Glasglocke etwa 95—98 % (es wurde dafür gesorgt, daß unter der Glasglocke ständig Wasser vorhanden war), im Laboratorium war die Luftfeuchtigkeit etwa 45—55 %.

Es wurden zwei Versuchsreihen durchgeführt:

1. Am 28. VI. wurden zwei Pflanzen infiziert, eine Pflanze wurde unter eine Glasglocke gestellt, die andere im Laboratorium vor einem Fenster stehen gelassen. Ende August wurde der Versuch abgebrochen, wobei auf der Pflanze unter der Glasglocke keine Perithezien auftraten. Die Kontrollpflanze trug auf ihren Blättern an ein paar Stellen Perithezien.

2. Am 12. VII. wurden 8 *Alchemilla*-Pflanzen infiziert, 4 wurden unter Glasglocken gestellt, die übrigen 4 Pflanzen dienten zur Kontrolle. Am 4. VIII. traten an den Kontrollpflanzen (an 3 Pflanzen) Perithezien auf, die Pflanzen unter den Glasglocken waren am 4. VIII. vollständig von Perithezien frei. Am 22. VIII. blieben die Pflanzen unter den Glasglocken von Perithezien frei (man konnte nur spärliche Konidienbildung konstatieren), alle vier Kontrollpflanzen sind an einigen Blättern dicht mit Perithezien bedeckt.

Auf Grund dieser Untersuchungen bin ich in der Lage, die Beobachtungen von BLUMER über den Einfluß hoher Luftfeuchtigkeit auf die Perithezienbildung zu bestätigen. Bei 95—98 % Luftfeuchtigkeit wurden Perithezien von *Sphaerotheca Humuli* auf *Alchemilla vulgaris* nicht gebildet. Auch sonst scheint eine solche hohe Luftfeuchtigkeit den Mehltaupilz zu schädigen: die Konidienentwicklung wird träge, die Mehltauflecke verlieren an Schärfe.

---

1) Wir haben mittlere Tagestemperaturen summiert (mittlere Tagestemperatur = arithmetisches Mittel aus drei Temperaturmessungen: um 7, 19 und 21 Uhr).

2. Über die Mehltauformen auf *Caragana arborescens* Lam. und *Robinia Pseudacacia* L.

Die Papilionaceen-bewohnenden Mehltaupilze bedürfen noch einer gründlichen Bearbeitung. Obwohl durch die Arbeiten von HAMMARLUND (12) und BLUMER (3) die Verhältnisse hier sich zu klären beginnen, sind die Zwischenformen zwischen *Erysiphe polygoni* D. C. und *Microsphaera*, die gerade in der Familie der Erysiphaceen so reichlich vorkommen [POTEBNIJA (19) stellt folgende Übergangsreihe von *Erysiphe* zu *Microsphaera* bei den Papilionaceen-bewohnenden Mehltaupilzen nach den Wirten auf: *Medicago, Melilotus* — *Caragana arborescens* — *Trifolium medium* — *Lathyrus pisiformis* — *Lupinus luteus* — *Ononis hircina* — *Vicia silvatica* — *Astragalus glycyphyllos*] biologisch noch gar nicht untersucht. Obwohl P. MAGNUS (15) in seiner Arbeit über den Mehltau auf *Caragana* eine kritische Betrachtung über die Abgrenzung der *Erysiphe* von *Microsphaera* nach morphologischen Merkmalen gegeben hat und NEGER (17) die meisten der obengenannten Mehltauformen auf Papilionaceen in der Gattung *Trichocladia* vereinigt hat, ist doch eine scharfe und präzise Trennung der *Erysiphe polygoni* von *Trichocladia* nur unter Berücksichtigung von biologischen Verhältnissen durchzuführen möglich. Nach der Meinung von POTEBNIJA kann die Form auf *Caragana arborescens* morphologisch am schwersten von *Erysiphe polygoni* getrennt werden. Auch erhielt BLUMER in seinen Versuchen einer Infektion von *Caragana arborescens* mit Konidien der Form auf *Trifolium pratense* einen positiven Erfolg, den er allerdings als eine Subinfektion zu deuten geneigt ist (in 10 Versuchen wurde nur ein positives Resultat erzielt). Doch lassen sich durch die oben angeführten Angaben nähere Beziehungen zwischen der Mehltauform auf *Caragana* und *Trifolium pratense* nicht von der Hand weisen, und die Zugehörigkeit des Pilzes auf *Caragana* zu dem Formenkreis von *Erysiphe polygoni* scheint mir durch diesen Versuch auch auf biologischem Wege erbracht zu sein.

Mit der Form auf *Caragana* wurde meines Wissens noch wenig experimentiert, und vielleicht würde sich diese Pflanze in Europa für den Mehltau als Sammelwirt im weiten Sinne dieses Wortes erweisen und nicht nur von verschiedenen biologischen Rassen der *Erysiphe polygoni*, sondern auch von *Trichocladia* (in gewissen Fällen auch gleichzeitig von beiden Mehltauarten) befallen werden. Würde dieses der Fall sein, so müßte das nicht nur für die morphologischen Merkmale, sondern auch für das biologische Verhalten des *Caragana*-Mehltaus von größter Bedeutung sein.

Jedenfalls kann schon jetzt darauf hingewiesen werden, daß die Perithezien auf *Caragana* sehr nach der Form ihrer Anhängsel variieren (man findet auf demselben Blatt verzweigte und unverzweigte Anhängsel an den Perithezien), und hier scheint mir der Grund zu liegen, warum die systematische Stellung des *Caragana*-Mehltaus von verschiedenen Forschern verschieden beurteilt wurde. Nach der neuesten Zusammenstellung von JACZEWSKI (13) in seiner sehr ausführlichen Arbeit über die Erysiphaceen muß

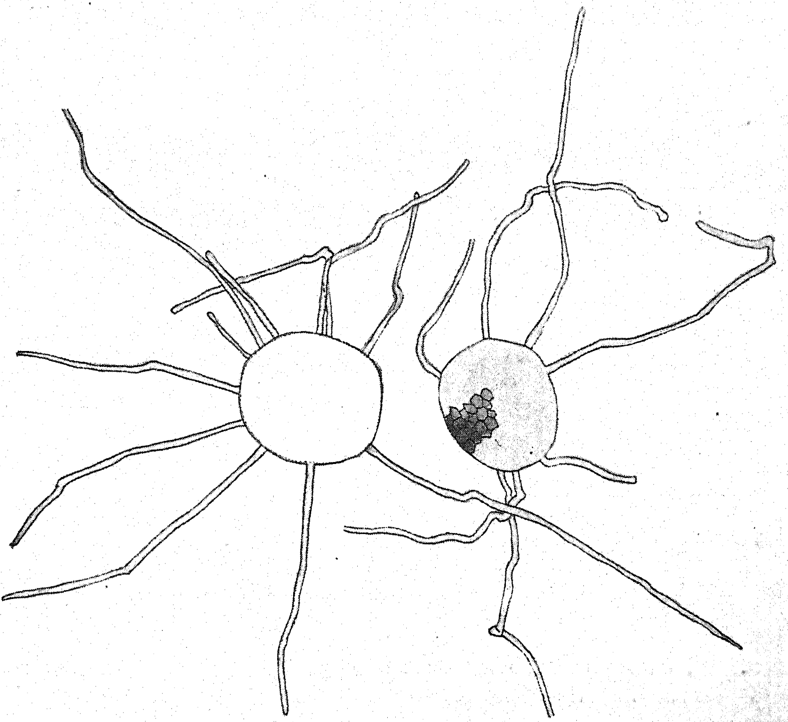


Abb. 1. Perithezien von *E. polygoni* auf *Caragana arborescens*, Moskau 1927. (Vergr. 136.)

man auf *Caragana* drei Mehltauarten unterscheiden: *Trichocladia caraganae* Neger, *Trichocladia colutea* Potebnia und *Microsphaera Palczewskii* Jacz. Nach meiner Meinung wird der Mehltau auf *Caragana arborescens* im Gouv. Moskau durch *Erysiphe polygoni* hervorgerufen, und somit haben wir es auf *Caragana* mit vier Mehltauformen zu tun. Ob alle diese Formen selbständige Arten sind, bleibt noch zu untersuchen, und ich hoffe in dieser Richtung meine Arbeit weiter fortzuführen. Heute will ich mich darauf beschränken, über einige Infektionsversuche mit dem Mehltau auf *Caragana arborescens* — *Erysiphe polygoni* zu berichten.

Angaben über das Vorkommen von Mehltau auf *Robinia pseudacacia* finden wir bei SCHRÖTER (20). Neuere Hinweise auf den Mehltau auf *Robinia* entnehmen wir den unlängst erschienenen Arbeiten von BLUMER (4) und BOUWENS (7). Diese beiden Kollegen waren so freundlich, mir Herbarmaterial (mit Perithezien) zu schicken, wofür ich ihnen an dieser Stelle meinen Dank ausspreche. Es handelt sich bei diesem Mehltau um *Erysiphe polygoni* (die Anhängsel der Perithezien sind jedoch zuweilen verzweigt). Mir schien es möglich zu sein, daß der Mehltau auf *Robinia* von

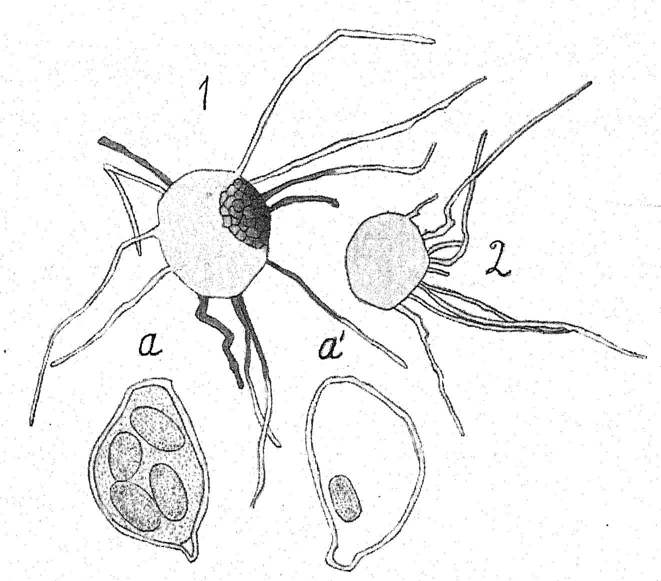


Abb. 2. Perithezien und Asci von *E. Polygoni*, auf *Robinia pseudacacia* nach künstlicher Infektion mit Konidien von *Caragana arborescens*.
1, 2 Perithezien, a, a' Asci aus Perithezium 1. (1, 2 Vergr. 136, a, a' Vergr. 288.)

Caragana arborescens übertragen wird. Um diese Vermutung nachzuprüfen, unternahm ich im Sommer 1927 Infektionsversuche. Es wurden Pflanzen von *Robinia pseudacacia* aus Samen (Krasnodar, Kaukasus März 1927) in Blumentöpfen gezüchtet und mit Konidien des Mehltaus von *Caragana* infiziert. Der erste Infektionsversuch wurde am 14. VII. (Konidien stammten von *Caragana* aus Podolsk) ausgeführt. Die Infektion geschah in der Weise, daß mit Konidien bedeckte *Caragana*-Blattstückchen auf Blätter von *Robinia pseudacacia* gelegt und die Versuchspflanzen für 2 Tage unter Glasglocken gebracht wurden. Außerdem wurden unter dieselben Glasglocken

in die Töpfe mit den Versuchspflanzen vom Mehltau befallene *Caragana*-Zweige eingesteckt. Es wurden 2 Pflanzen (in 2 Blumentöpfen) infiziert. Am 23. VIII.[1]) stellte ich an einem Fiederblättchen von *Robinia* die Anwesenheit von 18 Perithezien fest. Das Blatt wurde am 23. VIII. abgeschnitten und in eine PETRIschale gelegt, woselbst bis zum 28. VIII. noch 8 neue Perithezien angelegt waren. Ein zweiter Infektionsversuch wurde am 23. VIII. vorgenommen, wobei dieselben zwei Versuchspflanzen nochmals mit Konidien von *Erysiphe polygoni* von *Caragana* (aus Petrowskoje-Rasumowskoje) infiziert wurden. Am 29. VIII. konnte an einem Fiederblättchen ein weißer Überzug wahrgenommen werden. Am 8. IX. wurden an dieser Stelle unter dem Mikroskop 5 Perithezienanlagen festgestellt. Am 13. IX. waren 5 Perithezien vollkommen ausgebildet, und man konnte noch ein paar gelbe unreife Schlauchfrüchte in der Nähe der reifen beobachten. Leider konnten diese Perithezien nicht näher untersucht werden, weil beim Übertragen der Versuchspflanzen aus Petrowskoje-Rasumowskoje nach Moskau dieselben durch die vom Wind bewegten Blätter vom Fiederblättchen abgestreift wurden.

Den letzten Infektionsversuch habe ich am 30. IX. ausgeführt. Es wurden 4 Pflanzen infiziert (zwei, die schon in den beiden ersten Versuchen verwendet waren, und zwei neue Versuchspflanzen). Zum Abschluß des Versuches (Anfang November) konnte man an allen 4 Pflanzen vom Mehltau befallene Blätter beobachten, Perithezien bildeten sich jedoch nur an einer Pflanze (die schon in den beiden ersten Versuchen Schlauchfrüchte aufwies). Am 27. X. bildeten sich auf demselben Blatt, auf dem schon am 8. bis 13. IX. Perithezien auftraten, wieder Schlauchfrüchte. Man konnte 10 Perithezien (darunter 3—4 unreife, gelbgefärbte) feststellen. Am 31. X. bildeten sich Perithezien noch auf einem anderen Blatt an derselben Versuchspflanze. Während der drei Infektionsversuche wurden mehr als 50 Perithezien festgestellt. Durch diese Versuche wurde bewiesen, daß der Mehltau von *Caragana arborescens* auf *Robinia pseudacacia* übertragen wird. Wir hatten es in unserem Fall mit *Erysiphe polygoni* zu tun und konnten somit die Identität von *Erysiphe polygoni* auf *Robinia* und *Caragana* auch auf biologischem Wege feststellen.

In den Textabbildungen 1, 2 und 3 sind die Perithezien von *Erysiphe polygoni* auf *Caragana arborescens* (Moskau 1927), *Robinia*

---

1) In der Zeit vom 20. VII. bis zum 23. VIII. konnte ich die Versuchspflanzen persönlich nicht kontrollieren, weil ich aus Moskau abwesend war

Angaben über das Vorkommen von Mehltau auf *Robinia pseudacacia* finden wir bei SCHRÖTER (20). Neuere Hinweise auf den Mehltau auf *Robinia* entnehmen wir den unlängst erschienenen Arbeiten von BLUMER (4) und BOUWENS (7). Diese beiden Kollegen waren so freundlich, mir Herbarmaterial (mit Perithezien) zu schicken, wofür ich ihnen an dieser Stelle meinen Dank ausspreche. Es handelt sich bei diesem Mehltau um *Erysiphe polygoni* (die Anhängsel der Perithezien sind jedoch zuweilen verzweigt). Mir schien es möglich zu sein, daß der Mehltau auf *Robinia* von

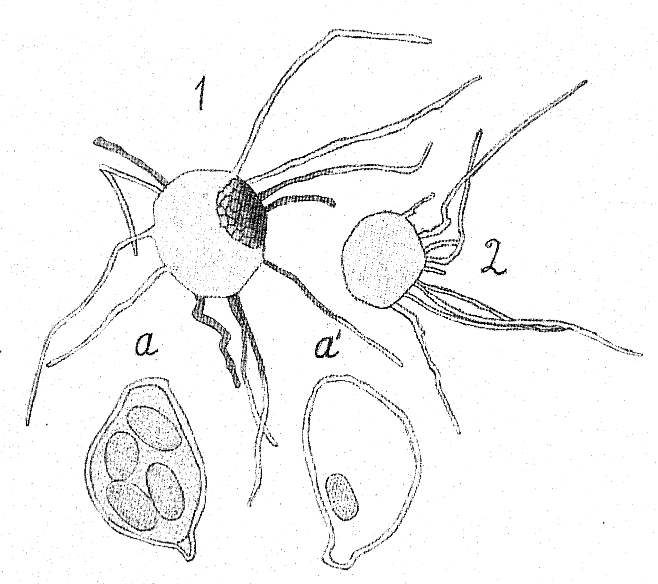


Abb. 2. Perithezien und Asci von *E. Polygoni* auf *Robinia pseudacacia* nach künstlicher Infektion mit Konidien von *Caragana arborescens*.
1, 2 Perithezien, a, a′ Asci aus Perithezium 1. (1, 2 Vergr. 136, a, a′ Vergr. 288.)

Caragana arborescens übertragen wird. Um diese Vermutung nachzuprüfen, unternahm ich im Sommer 1927 Infektionsversuche. Es wurden Pflanzen von *Robinia pseudacacia* aus Samen (Krasnodar, Kaukasus März 1927) in Blumentöpfen gezüchtet und mit Konidien des Mehltaus von *Caragana* infiziert. Der erste Infektionsversuch wurde am 14. VII. (Konidien stammten von *Caragana* aus Podolsk) ausgeführt. Die Infektion geschah in der Weise, daß mit Konidien bedeckte *Caragana*-Blattstückchen auf Blätter von *Robinia pseudacacia* gelegt und die Versuchspflanzen für 2 Tage unter Glasglocken gebracht wurden. Außerdem wurden unter dieselben Glasglocken

in die Töpfe mit den Versuchspflanzen vom Mehltau befallene *Caragana*-Zweige eingesteckt. Es wurden 2 Pflanzen (in 2 Blumentöpfen) infiziert. Am 23. VIII.[1]) stellte ich an einem Fiederblättchen von *Robinia* die Anwesenheit von 18 Perithezien fest. Das Blatt wurde am 23. VIII. abgeschnitten und in eine PETRIschale gelegt, woselbst bis zum 28. VIII. noch 8 neue Perithezien angelegt waren. Ein zweiter Infektionsversuch wurde am 23. VIII. vorgenommen, wobei dieselben zwei Versuchspflanzen nochmals mit Konidien von *Erysiphe polygoni* von *Caragana* (aus Petrowskoje-Rasumowskoje) infiziert wurden. Am 29. VIII. konnte an einem Fiederblättchen ein weißer Überzug wahrgenommen werden. Am 8. IX. wurden an dieser Stelle unter dem Mikroskop 5 Perithezienanlagen festgestellt. Am 13. IX. waren 5 Perithezien vollkommen ausgebildet, und man konnte noch ein paar gelbe unreife Schlauchfrüchte in der Nähe der reifen beobachten. Leider konnten diese Perithezien nicht näher untersucht werden, weil beim Übertragen der Versuchspflanzen aus Petrowskoje-Rasumowskoje nach Moskau dieselben durch die vom Wind bewegten Blätter vom Fiederblättchen abgestreift wurden.

Den letzten Infektionsversuch habe ich am 30. IX. ausgeführt. Es wurden 4 Pflanzen infiziert (zwei, die schon in den beiden ersten Versuchen verwendet waren, und zwei neue Versuchspflanzen). Zum Abschluß des Versuches (Anfang November) konnte man an allen 4 Pflanzen vom Mehltau befallene Blätter beobachten, Perithezien bildeten sich jedoch nur an einer Pflanze (die schon in den beiden ersten Versuchen Schlauchfrüchte aufwies). Am 27. X. bildeten sich auf demselben Blatt, auf dem schon am 8. bis 13. IX. Perithezien auftraten, wieder Schlauchfrüchte. Man konnte 10 Perithezien (darunter 3—4 unreife, gelbgefärbte) feststellen. Am 31. X. bildeten sich Perithezien noch auf einem anderen Blatt an derselben Versuchspflanze. Während der drei Infektionsversuche wurden mehr als 50 Perithezien festgestellt. Durch diese Versuche wurde bewiesen, daß der Mehltau von *Caragana arborescens* auf *Robinia pseudacacia* übertragen wird. Wir hatten es in unserem Fall mit *Erysiphe polygoni* zu tun und konnten somit die Identität von *Erysiphe polygoni* auf *Robinia* und *Caragana* auch auf biologischem Wege feststellen.

In den Textabbildungen 1, 2 und 3 sind die Perithezien von *Erysiphe polygoni* auf *Caragana arborescens* (Moskau 1927), *Robinia*

---

1) In der Zeit vom 20. VII. bis zum 23. VIII. konnte ich die Versuchspflanzen persönlich nicht kontrollieren, weil ich aus Moskau abwesend war

pseudacacia (nach Infektion mit Konidien des *Caragana*-Mehltaus) und auf *Robinia pseudacacia* aus Nijmegen 1921 wiedergegeben. Bei der statistischen Bearbeitung fanden wir für den Durchmesser der Perithezien des Mehltaus auf *Caragana arborescens* und *Robinia pseudacacia* folgende Werte:

Tabelle 1[1]).

Wirte	n	M μ	Mm μ	σ μ	Typische Werte μ	ν
Caragana arborescens (Moskau 1927)	200	107	± 0,7	± 9,9	97—118	9 3
Caragana arborescens (BLUMER) (6)	40	96	± 1 4	± 8,5	87—105	8,8
Robinia pseudacacia (Nijmegen 1921)	100	94	± 1,3	± 12,6	71—107	13 3
Robinia pseudacacia (Moskau 1927)	50	94	± 2 0	± 14 3	80—108	15,5

Nach dem Periheziumdurchmesser stimmt die Form des Mehltaus auf *Caragana arborescens* aus Moskau nicht sehr gut mit den Mehltauformen auf *Robinia pseudacacia* und *Caragana arborescens* aus Nijmegen und aus der Schweiz überein. Doch muß darauf hingewiesen werden, daß die Zahl der Messungen bei BLUMER für *Erysiphe polygoni* auf *Caragana* und die Zahl der gemessenen Perithezien auf *Robinia pseudacacia* aus Moskau nicht ausreichend ist, um ganz sichere Resultate zu erhalten. Wir fühlten uns aber verpflichtet, diese Zahlen hier zu geben, und hoffen, im nächsten Jahre mehr Perithezien auf *Robinia* zu erhalten und in der Lage zu sein, genauere Zahlen für den Peritheziendurchmesser zu bekommen. Immerhin ist der Unterschied nicht derart, daß auf Grund dieser Zahlen die Pilze auf *Caragana* und *Robinia* morphologisch voneinander getrennt werden müssen. Bei MAURIZIO (16) beträgt der Unterschied im Periheziumdurchmesser von *Podosphaera aucupariae* Maurizio auf *Sorbus Aria* und *Sorbus aucuparia* aus verschiedenen schweizerischen Standorten 11,4 %, bei uns für *Erysiphe polygoni* auf *Caragana arborescens* und *Robinia pseudacacia* 12,1 % des größten Peritheziendurchmessers.

---

1) In der Tabelle 1 bedeutet: n = Zahl der Messungen, M = Mittelwert, Mm = mittlerer Fehler des Mittelwertes, σ = Standortabweichung, ν = Variationskoeffizient.

An unsere Infektionsversuche mit dem Mehltau auf *Caragana arborescens* anschließend möchten wir darauf hinweisen, daß die auf *Robinia pseudacacia* in Wladikawkas von TSCHERNETZKAJA (22, 23) beschriebene neue Art *Trichocladia robiniae* Tschernietzka (13) vorläufig nicht als eine selbständige Erysiphaceen-Art angesehen

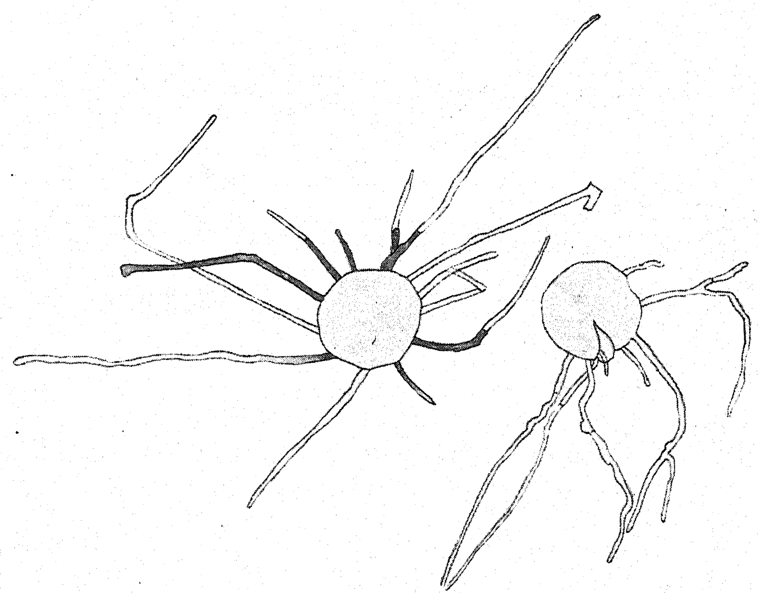


Abb. 3. Perithezien von *E. Polygoni* auf *Robinia pseudacacia,* Nijmegen 1921. (Vergr. 136.)

werden kann. Wir haben die Diagnosen und die Figuren in den veröffentlichten Arbeiten geprüft, und es scheint uns, daß hier zu wenig Anhaltspunkte vorliegen, um diesen Pilz von *Erysiphe polygoni* (in der ersten Publikation von Frau TSCHERNETZKAJA wird dieser Pilz als *Erysiphe communis* Grev. f. *robiniae* bezeichnet) zu trennen und als eine neue Art zu beschreiben.

3. Über die Perithezien des Eichenmehltaus.

In einer meiner früheren Arbeiten wurde schon auf das plötzliche massenhafte Auftreten der Eichenmehltauperithezien in Rußland hingewiesen (10). Seit 1921 treten die Schlauchfrüchte des Eichenmehltaus in den meisten Gebieten Rußlands auf (doch nicht überall, so meldet man mir aus Stawropol im Kaukasus, daß dort keine Perithezien des Eichenmehltaus bis heute zu finden sind, desgleichen traten die Perithezien im Terek-Gebiet erst im Jahre 1923 auf). Auch außerhalb Rußlands wird das Auftreten der Perithezien des Eichenmehltaus gemeldet. Wir finden darüber

Angaben bei BEHRENS (1), BLUMER (5), LÜSTNER (14), PAPE (18), SKORIC (21) und RAYMOND (24). Nach den Literaturangaben kann die Ausbreitung der Konidienform des Eichenmehltaus in Europa verfolgt werden. Zuerst wurde der Mehltau in West- und Zentral-Europa in Frankreich und Deutschland (1907) beobachtet. 1908 tritt der Eichenmehltau in ganz Europa, außer Rußland und Rumänien, auf. 1909 wird der Eichenmehltau auch in Rußland, und zwar in West- und Zentral-Rußland, beobachtet. Das massenhafte Auftreten der Perithezien wird hingegen früher in Ost-Europa konstatiert. Das erste massenhafte Auftreten der Eichenmehltauperithezien konstatiert JACZEWSKI 1920 im Gouvernement Woronesh. 1922 wird massenhaftes Auftreten der Eichenmehltauperithezien aus mehreren Gebieten Rußlands gemeldet. 1923 treten die Perithezien des Eichenmehltaus in der Schweiz und 1924 in Frankreich auf. 1925 und 1926 werden zahlreiche Perithezien des Eichenmehltaus auch in Deutschland (im Taunus und bei Stettin) gefunden. Wir sehen daraus, daß das massenhafte Auftreten der Perithezien zuerst im kontinentalen Ost-Europa beobachtet wird, und daß das Gebiet, in dem die Perithezien massenhaft vorkommen, sich allmählich mehr und mehr nach Westen verschiebt. Solch ein Auftreten der Perithezien steht ganz im Einklang mit dem, was wir über die Einwirkung des Außenmediums auf die Perithezienbildung wissen. Es wurde schon früher in der Literatur darauf hingewiesen, daß die Bildung von Perithezien in einem gewissen Zusammenhang mit den Temperaturschwankungen, die für ein kontinentales Klima charakteristisch sind, zu bringen ist. Über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit bei der Perithezienbildung wurde oben bereits gesprochen. Sollte die Entwicklung des Eichenmehltaus in Europa erst in den letzten Jahren zum Abschluß gekommen sein, so müßten die Perithezien zuerst in den Gebieten auftreten, wo die Bedingungen für die Perithezienbildung am besten sind. Ost-Europa mit seinem kontinentalen Klima scheint in dieser Beziehung das passendste Gebiet zu sein.

Uns interessierte die Frage, ob die Perithezien des Eichenmehltaus, aus verschiedenen Gegenden und in verschiedenen Jahren gesammelt, gleiche Maße des Durchmessers aufweisen. Wir haben dank der Liebenswürdigkeit von Prof. A. JACZEWSKI und des Vorstandes der Pflanzenschutzstation im Terek-Gebiet, A. LOBIK, sowie durch die Studenten der Landwirtsch. Akademie Material von verschiedenen Standorten erhalten. Allen diesen Herren spreche ich hier meinen Dank aus. Bei der Perithezienmessung erhielten wir folgende Zahlen für die Periteziendurchmesser.

Tabelle 2.

Standorte	n	M μ	Mm μ	σ μ	Typische Werte μ	
Simbirsk 1927	100	99	± 0,6	± 9,1	93—105	6,7
Orel 1927	300	100	± 0,7	± 11,3	89—111	11,0
Iwanowo 1927	200	101	± 0,2	± 2,9	98—104	2,8
Woronesh 1927 . . .	200	105	± 0,6	± 8,4	97—113	8,0
Saratow 1927	100	106	± 0,8	± 8,4	98—114	8,3
Saratow 1920	200	109	± 0,7	± 9,1	100—118	8,3
Woronesh 1920 . . .	200	109	± 0,7	± 9,6	99—119	8,8
Krim 1926	300	109	± 0,7	± 12,3	97—121	11,3
Pensa 1927	100	111	± 0,7	± 7,8	103—119	7,0
Rostow am Don 1927 .	200	114	± 0,9	± 12,5	102—126	10,5
Moskau 1927	200	115	± 0,8	± 10,9	104—126	8,8
Terek-Gebiet 1923 . .	100	115	± 0,9	± 9,3	106—124	8,1
Kiew 1927	200	115	± 0,9	± 13,3	102—128	11,6
Moskau 1922	100	126	± 0,9	± 13,3	116—136	8,3
Bern 1923 (BLUMER) .	—	131	—	—	—	—

Aus der Tabelle 2 und Abb. 4 ist zu ersehen, daß die typischen Werte der Eichenmehltauperithezien in ziemlich breiten Grenzen schwanken. Wir konnten feststellen, daß die Schwankungen des Mittelwertes gegen 25 % des größten Peritheziumdurchmessers ausmachen. Vergleicht man die typischen Werte für die Perithezien von *Microsphaera alni* (Wallr.) Salm. (s. l.) auf verschiedenen Pflanzen (in Abb. 4 sind die typischen Werte aus 100 Messungen angegeben) mit denen der Eichenmehltau-*Microsphaera*, so sieht man, daß eine Grenze zwischen den Dimensionen der Perithezien verschiedener *Microsphaera*-Arten nicht gezogen werden kann (falls man mit BLUMER zwei Formen des Mehltaus nur dann als verschieden betrachtet, wenn sich ihre Standortabweichungen nicht decken). Gewiß gibt uns in diesem Fall die Appendiceszahl, die sehr deutliche Unterschiede zeigt, ein Merkmal in die Hand, wonach wir die verschiedenen Microsphaeren, die in der SALMONschen Sammelart *Microsphaera alni* vereinigt sind, gut auseinanderhalten können. Nach diesem Prinzip (und nach dem biologischen Verhalten) wurde ja die Art *Podosphaera oxyacanthae* durch MAURIZIO sehr gut in 3 morphologische Kleinarten geteilt. Wenn wir auch das biologische Verhalten für die Trennung der verschiedenen Microsphaeren berücksichtigen, so dürfte die genaue Umgrenzung der selbständigen Arten keine großen Schwierigkeiten machen. Wir glauben, daß die Sammelart *Microsphaera alni* in selbständige Arten aufgeteilt werden muß (die Verschiedenheit der Appendiceszahl scheint uns ein sicheres Merkmal

zu sein, wonach die Formen auf *Rhamnus cathartica*, *Viburnum* und *Alnus* gut voneinander zu trennen sind), aber solange biologische Versuche fehlen, wäre mit einer solchen Aufteilung der *Microsphaera alni* noch zu warten.

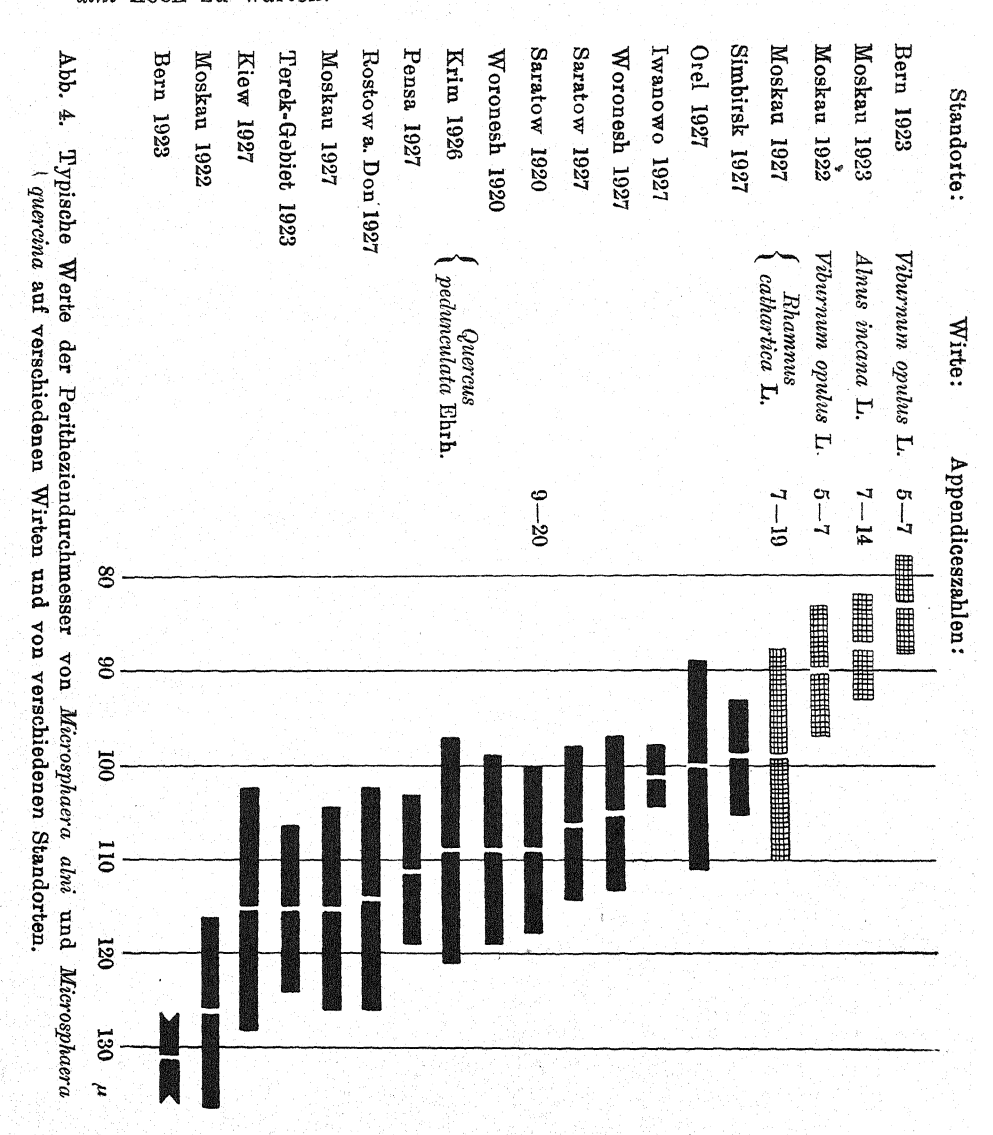


Abb. 4. Typische Werte der Peritheziendurchmesser von *Microsphaera alni* und *Microsphaera quercina* auf verschiedenen Wirten und von verschiedenen Standorten.

Wenn wir auf die Notwendigkeit der Aufteilung der SALMONschen *Microsphaera alni* hier eintreten, so stehen wir damit in keinem Widerspruch zu der im Jahre 1924 von uns verfochtenen Meinung, daß der Eichenmehltau gut in den Formenkreis von *Microsphaera alni* (s. l.) paßt (25). Vergleichen wir die

Appendiceszahlen der Formen auf *Viburnum* und *Rhamnus cathartica*, so sehen wir, daß die Appendiceszahl der Perithezien auf der letzten Pflanze fast gar nicht von der Appendiceszahl der Eichenmehltauperithezien abweicht.

Wir sprachen uns im Jahre 1924 dafür aus, daß die morphologischen Merkmale bei der Beurteilung der systematischen Stellung des Eichenmehltaus nicht allein in den Vordergrund gestellt werden müssen, und deshalb schlugen wir vor, den Eichenmehltau als *Microsphaera quercina* (Schwein.) Burril zu bezeichnen; wir wollten damit das biologische Moment hervorheben und zugleich darauf hinweisen, daß morphologisch zu wenig Gründe vorlagen, um den Eichenmehltau von *Microsphaera alni* (s. l.), solange dieselbe Formen mit verschiedenen Appendiceszahlen vereinigt (wie aus Abb. 4 klar zu sehen ist), abzugrenzen.

Außer der großen Variabilität der Eichenmehltauperithezien ist es interessant, darauf hinzuweisen, daß im allgemeinen eine Tendenz zu bestehen scheint, nach welcher die Perithezien an einem und demselben Ort von Jahr zu Jahr kleiner werden. Die größten Perithezien scheinen in den ersten Jahren des Vorkommens an einem neuen Ort aufzutreten. Auch wird in den letzten Jahren das Auftreten der Perithezien blattunterseits immer häufiger beobachtet. In der Gegend von Orel trugen, wie ein Schüler von mir berichtet, von 25 mit Perithezien bedeckten Eichenblättern nur 2 Eichenblätter Perithezien auch blattoberseits (1927).

Zitierte Literatur.

1. BEHRENS, J. Die Perithezien des Eichenmehltaus in Deutschland. Zeitschrift f. Pflanzenkr., Bd. XXXI, Jahrg. 1921, H. 3/4 p. 108.
2. BLUMER, S. Über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Entwicklg. d. Mehltaupilze. Sitzungsber. d. Bern. Bot. Gesellsch. 1926.
3. —, —. Infektionsversuche mit Erysiphaceen. Centralbl. f. Bakt., Parasit. und Infektionskr. Abt. II, Bd. 65, 1925, p. 45—60.
4. —, —. Neue Wirtspflanzen von Mehltaupilzen. Zeitschr. f. Pflanzenkr. XXXVI, 1926.
5. —, —. Die Perithezien des Eichenmehltaus (Microsp. alphitrides Griff. et Maubl.). Sitzungsber. d. Bern. Bot. Gesellsch. 1924.
6. —, —. Variationsstatistische Untersuchungen an Erysiphaceen. Ann. Mycol., XXIX, 1926, p. 179—193.
7. BOUWENS, H. Weitere Untersuchungen über Erysiphaceen. Mededeel. van het Phytopath. Labor. „Willie Commel. Scholten“, X, Februari 1927, p. 1—31.
8. BUCHHEIM, A. Einige Beobachtungen über die Verbreitung und Biologie d. Erysiphaceen in der Umgebung von Moskau. „Morbi plantarum“ 1925, p. 34—38 (russisch).

9. Buchheim, A., und Orlowa-Borissowa, H. Zur Biologie der Mehltaupilze (erscheint in „Morbi plantarum" 1928, russisch).
10. Buchheim, A. Zur Kenntnis des Eichenmehltaus. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., XXXIV, 1924, p. 1—14.
11. Gerhardt. Über das Auftreten der Schlauchfrüchte von *Oidium Tuckeri* am Weinstock. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., XXXVIII, H. 4, 1920.
12. Hammarlund, G. Zur Genetik, Biologie und Physiologie einiger Erysiphaceen. Hereditas VI, 1925, p. 1—126.
13. Jaczewski, A. Taschenbestimmungsbuch f. Pilze. Lief. II. Mehltaupilze. Leningrad 1927, p. 1—626 (russisch).
14. Lüstner, G. Häufigere Perithezienbildung beim Eichenmehltau, *Microsphaera alni extensa* (Cooke et Peck.) Salm. = *M. quercina* (Schwein.) Burr. Nachrichtenbl. f. d. deutsch. Pflanzenschutzdienst, 6. Jahrg., Nr. 11, 1926.
15. Magnus, P. Ein bei Berlin auf *Caragana arborescens* Lam. epidemisch auftretender Mehltau. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. XVII, 1899.
16. Maurizio, A. M. Zur Biologie und Systematik der Pomaceen bewohnenden Podosphaeren. Centralbl. f. Bakt., Parasit. und Infektionskr., Abt. II, Bd. 72, 1927, p. 129—148.
17. Neger, Fr. Kryptogamenflora d. Mark Brandenburg, Bd. VII, 1905.
18. Pape, H. Perithezien des Eichenmehltaus (*Microsphaera alni extensa* [Cooke et Peck.] Salm. = *M. quercina* [Schwein.] Burr.). Nachrichtenbl. f. d. deutsch. Pflanzenschutzdienst, 6. Jahrg., Nr. 12, 1926.
19. Potebnija, A. A. Parasitische Pilze der höheren Pflanzen im Gouvernement Charkoff und angrenzenden Gebieten Centralrußlands. Lief. II. Charkoff 1916 (russisch).
20. Schröter, J. Kryptogamenflora von Schlesien, Bd. 3, zweite Hälfte, Breslau 1908.
21. Skoric, V. Erysiphaceae Croatiae. Annals pro Experimentis Foresticis, Zagreb, I, 1926.
22 Tschernetzkaja, S. S. Die pilzlichen Schädlinge der Kulturpflanzen des Wladikawkasischen Bezirks. Wladikawkas 1926 (russisch).
23. Czerniecka, Z. S. New species of the North-Caucasian Mycoflora. Materials for Mycology and Phytophatology, Vol. V, Part. 2, Leningrad 1926 (russisch).
24. Raymond, J. Le „Blanc" du chêne. Annales des Épibyties, 13 année, 1927, Nr. 2.
25. Salmon, E. A monograph of the Erysiphaceae. Memoirs of the Torrey Botanical Club, Volume IX, 1900.

16. F. Laibach: Zur Vererbung der physiologischen Heterostylieunterschiede.

(Mit 3 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 8. Februar 1928. Vorgetragen in der Februarsitzung.)

Nach der Wiederentdeckung der MENDELschen Regeln mußte naturgemäß sehr bald auch die Frage nach dem Zeitpunkt der Spaltung der Merkmalsunterschiede auftauchen. Wenn die Spaltung bei der Reduktionsteilung erfolgte, was von vornherein nahe lag, so bestand die Möglichkeit, sie nach Kreuzung zweier in Pollenmerkmalen verschiedener Pflanzenrassen direkt in den Pollenkörnern des F_1-Bastards zu beobachten. Daß diese Frage in der Tat sogleich erwogen und experimentell in Angriff genommen wurde, zeigen die ersten Vererbungsarbeiten von CORRENS. Seine Versuche schlugen aber zunächst fehl; der Pollen solcher Bastarde war einheitlich. Erst viel später konnte der Nachweis erbracht werden, daß genotypisch verschiedene, auf dem gleichen Diplonten gebildete Gonen sich morphologisch und, was uns hier speziell interessiert, auch physiologisch verschieden verhalten können. Um nur einige von den zahlreichen in den letzten Jahren gemachten Untersuchungen zu erwähnen, so haben CORRENS für *Melandrium*, RENNER und HERIBERT-NILSSON für *Oenothera*, BRINK, JONES und P. C. MANGELSDORF für *Zea Mays* gezeigt, daß sich genotypisch verschiedene Pollenkörner des gleichen Individuums durch die Geschwindigkeit des Pollenschlauchwachstums unterscheiden können, wodurch eine Konkurrenz (CORRENS) oder Zertation (HERIBERT-NILSSON) der Pollenschläuche herbeigeführt wird. Weiterhin ist, wenn die EAST-MANGELSDORFsche Theorie zu Recht besteht, auch bei den selbststerilen Pflanzen die Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche abhängig von gewissen Sterilitätsfaktoren des Pollenkorns. In einem Griffel wächst Pollen, der dieselben Sterilitätsfaktoren wie dieser Griffel besitzt, gewöhnlich zu langsam, um vor dem Abblühen der Blüten die Samenanlagen noch zu erreichen (ausgenommen die Fälle sog. Pseudofertilität), während auf der gleichen Pflanze entstandene Pollenkörner, die andere Sterilitätsfaktoren besitzen als jener Griffel, schnell genug wachsen, um die Befruchtung auszuführen. Durch Ausdehnung solcher Versuche auf andere Pflanzengruppen (Moose,

Pilze), deren Haploidgeneration nicht so stark reduziert ist wie bei den Angiospermen, wurde die Frage nach dem Zeitpunkt der MENDEL-spaltung im wesentlichen gelöst. Seitdem haben die Fälle, in denen Gene des Pollenkorns schon im männlichen Haplonten aktiviert werden, etwas an Interesse verloren. Für das Problem der Aktivierung der Genreaktionen verdienen vielmehr gerade die Fälle, in denen das physiologische Verhalten des männlichen Haplonten noch von dem pollenerzeugenden Diplonten determiniert wird, größere Beachtung.

Daß es solche Fälle gibt, dafür liefern uns die heterostylen Pflanzen ein bemerkenswertes Beispiel. Für die heterotristylen Gewächse wies V. UBISCH (1923) zuerst darauf hin, daß in den beiden Staubblattkreisen etwa der langgriffligen Form genotypisch gleichartiger Pollen erzeugt wird, daß dieser sich aber hinsichtlich seiner Wachstumsgeschwindigkeit in demselben Griffel, etwa dem der mittelgriffligen Form, verschieden verhält, je nachdem, ob er in hohen oder mittelhohen Antheren entstanden ist. Verfn. schließt daraus, daß man „die Annahme der Vererbung der Sterilität resp. Fertilität fallen lassen" müsse.

Einfacher und klarer liegen die Verhältnisse bei den heterodistylen Pflanzen, weil man hier die Genetik der Heterostylie sicherer kennt. Die Vererbung findet bei ihnen bekanntlich nach dem MENDELschen Monohybridenschema statt. Die Langgriffel sind rezessive Homozygoten von der Formel aa, die Kurzgriffel gewöhnlich Heterozygoten von der Formel aA, aus denen durch Selbstbestäubung AA-Kurzgriffel erhalten werden können.

ERNST (1925) nimmt allerdings jetzt an, daß Lang- und Kurzgriffel sich durch mindestens zwei Faktoren unterscheiden: a = lange Griffel, A = kurze Griffel; b = niedrige Antherenstellung, B = hohe Antherenstellung. Die Langgriffel hätten dann die Formel aabb, die gewöhnlichen Kurzgriffel die Formel aAbB. Letztere produzieren wegen starker Koppelung fast ausschließlich ab- und AB-Gameten, die mit den ab-Gameten der Langgriffel wieder die normalen Lang- und Kurzgriffel ergeben. Durch Faktorenaustausch entstehen aber auch gelegentlich aB- und Ab-Gameten, wodurch die sog. homostylen Lang- (aaBb, aaBB) und Kurzgriffel (Aabb, AAbb) gebildet werden können. Die homostylen Formen müßten also nach ERNST die Griffel der einen und die Staubblätter der anderen Form besitzen. Dann müßte aber z. B. ein homostyler Langgriffel Pollen erzeugen, der in morphologischer und physiologischer Beziehung mit Kurzgriffelpollen übereinstimmt. Ich züchte schon seit Jahren eine

fast homostyle Rasse von *Linum austriacum*, die stets durch Selbstbestäubung fortgepflanzt wird (vgl. LAIBACH, 1925, Abb. 2d). Im letzten Jahre erhielt ich nun in einer bestimmten Kreuzungsfolge (*L. austr.* — Erfurt langgr. × *L. a.* — Frankf. III homozyg. kurzgr.) × *L. a.* — Erfurt langgr. einen so ausgesprochen homostylen Langgriffel, wie ich ihn bis dahin nicht angetroffen hatte. Die Stamina seiner sämtlichen[1]) Blüten besitzen die gleiche Länge wie die kurzgriffliger Planzen derselben Kreuzung, während die normalen Langgriffel viel kürzere Staubblätter haben (Abb. 1). Nun kann man bei *L. austriacum* die Pollenkörner der Lang- und Kurzgriffel leicht durch ihre Membranstruktur

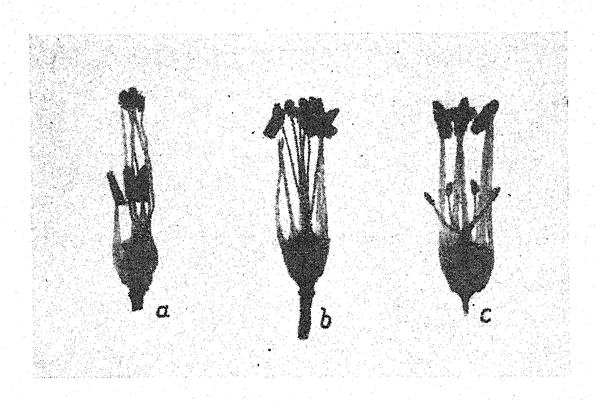


Abb. 1. *Linum austriacum.* a = Blüte eines normalen Langgriffels, b = eines homostylen Langgriffels, c = eines normalen Kurzgriffels. (In gepreßtem Zustande, nach Entfernung des Kelches und der Krone aufgenommen.). Vergr. $3^1/_3 \times$.

(Warzenbildung) unterscheiden. Auf diese Unterschiede in der Exine hat V. UBISCH (1925) zuerst für *Linum grandiflorum* und *L. perenne* hingewiesen. Sie finden sich auch bei anderen heterostylen Leinarten (*L. flavum*, *alpinum* u. a., aber nicht bei *L. viscosum* und *hirsutum*). Abb. 2 zeigt Teile der Pollenexine der drei in Abb. 1 wiedergegebenen Blüten (in gleicher Reihenfolge). Man sieht, daß die homostyle Blüte der Membranstruktur nach ausgesprochenen Langgriffelpollen enthält. Dasselbe gilt auch für die obengenannte annähernd homostyle Rasse. Auch physiologisch unterscheidet sich ihr Pollen von dem der Kurzgriffel, worauf ich später zurückkomme. Das scheint mir ein sicherer

1) Im ganzen wurden 88 Blüten gezählt und untersucht; 61 wurden selbstbestäubt, 52 davon setzten Frucht an.

Beweis gegen die ERNSTsche Theorie einer bifaktoriellen Vererbung der Heterostylie zu sein. Daß auch das Vorhandensein erblicher Zwischenstufen zwischen normalen und homostylen Langgriffeln bei meiner Hauptversuchspflanze (*Linum austriacum*) dagegen spricht, darauf habe ich schon früher hingewiesen (LAIBACH, 1925).

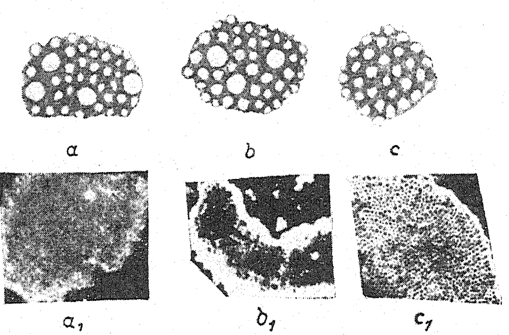


Abb. 2. Teile der Exine des Pollens aus den Blüten (a—c) der Abb. 1. a—c Vergr. 1780 ×; a_1—c_1 (Dunkelfeldaufnahmen) Vergr. 450 ×. Die dunklen Punkte in a_1 und b_1 stellen die großen Warzen dar, die sich etwas über die kleinen erheben, so daß diese nicht sichtbar sind.

Aus den älteren und neueren Arbeiten über die Fertilitätsverhältnisse bei Heterostylie, u. a. auch aus denen ERNSTs (1925, Tab. 7—12) über *Primula*, geht nun unzweideutig hervor, daß der höchste Grad der Fertilität durch legitime Fremdbestäubung erreicht wird. Von dieser Regel fand ich auch bei meinen langjährigen Untersuchungen mit heterostylen *Linum*-Arten bisher niemals eine Ausnahme. Daraus folgt, daß in dem Griffel einer langgriffligen Pflanze die Schläuche des Kurzgriffelpollens stets besser wachsen als die des Langgriffelpollens und umgekehrt. Es müssen demnach die aus Langgriffelpollen entstehenden Haplonten physiologisch verschieden sein von den aus Kurzgriffelpollen entstehenden, und zwar in bezug auf ihr Verhalten in den langen Griffeln wie in den kurzen. Genotypisch können sie aber vollständig gleich sein. Denn ein Langgriffel produziert ausschließlich a-Pollenkörner, ein heterozygotischer Kurzgriffel zur Hälfte a-, zur Hälfte A-Pollenkörner. In einer sonst reinen Rasse müssen aber die a-Pollenkörner der Kurzgriffel mit den a-Pollenkörnern der Langgriffel genotypisch übereinstimmen. Beide übertragen auf die Nachkommen die Anlage für Langgriffligkeit, u. a. also auch für die Fähigkeit, Pollenkörner

zu erzeugen, die nur in kurzen Griffeln gut wachsen. Man sieht also, daß zwei Pollenkörner, die die gleichen Gene hinsichtlich des Pollenschlauchwachstums übertragen, sich selbst in bezug auf ihr eigenes Schlauchwachstum verschieden verhalten. Dagegen zeigen die a- und A-Pollenkörner trotz ihrer genotypischen Verschiedenheit ein physiologisch gleiches Verhalten: sie wachsen gleich gut auf den langen Griffeln und gleich schlecht auf den kurzen. Daraus schließen wir, daß die eigenen Schlauchwachstumsgene im Pollen inaktiv sind, daß also auf die physiologischen Verschiedenheiten des Lang- und Kurzgriffelpollens das Karyogenom des Pollenkorns selbst keinen ausschlaggebenden Einfluß hat. Daß der Unterschied aber auch nicht auf Erbunterschieden im Pollenplasma beruhen kann, ist leicht einzusehen. Sonst müßten ja auch die Eizellen eines Langgriffels genoplasmatische Unterschiede gegenüber den Kurzgriffeleizellen aufweisen. Es müßten daher illegitim auf langgriffligen Pflanzen entstandene Langgriffel physiologisch andersartigen Pollen produzieren als Langgriffel, die einer illegitimen Bestäubung einer kurzgriffligen Pflanze ihre Entstehung verdankten. Davon kann aber keine Rede sein: der Pollen sämtlicher Langgriffel ein und derselben reinen Rasse verhält sich gleich; es spielt gar keine Rolle, durch welche Art der Bestäubung und auf welcher Form die Langgriffel entstanden sind. Wenn aber weder das Karyo- noch das Plasmogenom des Pollenkorns bei heterostylen Pflanzen für die verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit verantwortlich gemacht werden kann, so muß diese Verschiedenheit durch den pollenerzeugenden Diplonten induziert werden.

Es fragt sich dann weiter, ob bei der Determinierung der genannten Eigenschaften des Pollens in erster Linie der Genotypus des Pollenerzeugers oder dessen Phänotypus maßgebend ist, ob also der Umstand, daß der Pollen auf einer aa- bzw. aA-Pflanze erzeugt wird, oder ob andere Faktoren den Ausschlag geben. Nach V. UBISCH soll es nur auf die Höhe der Antheren ankommen, in denen der Pollen gebildet wird. In gleich hohen Antheren würde physiologisch gleichwertiger Pollen, in ungleich hohen physiologisch ungleichwertiger entstehen, ganz unabhängig vom Genotypus des Erzeugers.

Nun habe ich aber zeigen können, daß bei den Lang- und Kurzgriffeln von *Linum grandiflorum* keine Unterschiede in der Länge der Stamina existieren und trotzdem die Pollenkörner der beiden Formen ebenso verschieden sind wie bei anderen Heterodistylen (LAIBACH, 1925).

Ferner fiel mir bei Kreuzungsversuchen zwischen *Linum hirsutum* und *L. viscosum* auf, daß erstere Pflanze, mit *viscosum*-Pollen legitim bestäubt, ebenso gut ansetzt wie bei legitimer Bestäubung mit arteigenem Pollen. Auch bei der reziproken Kreuzung findet regelmäßig Befruchtung statt, wenn auch der Bastardembryo hier frühzeitig abstirbt (vgl. LAIBACH, 1925a). Die Stamina von *L. viscosum* sind aber in beiden Formen kleiner als die von *hirsutum*. Die Griffel und Narben beider Spezies zeigen sogar noch weit auffallendere morphologische Verschiedenheiten (Abb. 3). Das beweist, daß die Morphologie der Sporophylle nicht in erster Linie für die Fertilität ausschlaggebend sein kann.

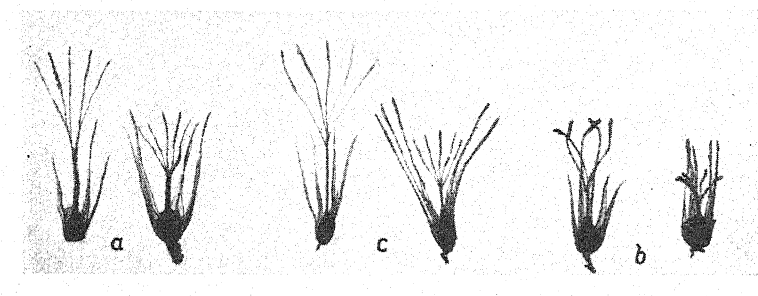


Abb. 3. Lang- und kurzgrifflige Blüten (Kelch, Krone und Antheren entfernt) von a = *Linum hirsutum*, b = *L. viscosum*, c = *L.* (*hirsutum* × *viscosum*). Vergr. ca. 2 ×.

Nach der Auffassung V. UBISCHs müßten Langgriffel, deren Stamina — und sei es auch nur durch äußere Faktoren — so lang würden wie die der Kurzgriffelform, Pollen bilden, der sich in physiologischer Beziehung wie echter Kurzgriffelpollen verhielte. In der Tat wächst der Pollen solcher homostyler Langgriffel auf dem Griffel der eigenen Form besser als der normaler Langgriffel. Niemals erreicht er aber hier die Wachstumsgeschwindigkeit des Kurzgriffelpollens. Und was besonders wichtig ist, seine Wachstumsgeschwindigkeit auf den kurzen Griffeln wird nach allen meinen bisherigen Erfahrungen überhaupt nicht beeinträchtigt (vgl. auch ERNST, a. a. O.). Auch bei homostyler Ausbildung der Langgriffel bleibt also eine physiologische Verschiedenheit zwischen dem Pollen der langgriffligen und kurzgriffligen Form bestehen.

Ich sehe daher nur eine Erklärungsmöglichkeit: der Unterschied im physiologischen Verhalten des Lang- und Kurz-

griffelpollens bei Heterostylen verdankt seine Entstehung dem determinierenden Einfluß des diploiden Kerns der den Pollen bildenden Pflanze, speziell dessen Allelomorphenpaaren aa bzw. aA. Der Determinationsbereich dieser Faktorenpaare erstreckt sich über den Diplonten hinaus auch auf den männlichen Haplonten (dessen eigene Gene a bzw. A inaktiv bleiben). Sie bestimmen die Längenunterschiede der Griffel und im Zusammenhang damit auch deren physiologische Verschiedenheiten (s. u.), sie sind verantwortlich für die verschiedene Höhe der Antheren, aber auch für das physiologisch verschiedene Verhalten des Pollens. Die Höhenunterschiede der Antheren sind in diesem alternativen Determinierungsprozeß, der zur differenten Ausbildung des Pollens führt, nur ein Glied und nicht einmal ein notwendiges Glied. Daß dieser durch die Faktorenpaare aa bzw. aA geleitete Prozeß, wie jeder andere Entwicklungsvorgang, sowohl durch Abweichungen im sonstigen Genbestand der betreffenden Pflanze (z. B. bei genotypischer Homostylie) wie durch äußere Umstände (z. B. bei phänotypischer Homostylie) modifiziert werden kann, und daß gerade solche Modifikationen, die die Höhe der Antheren betreffen, bis zu einem gewissen Grade auch Veränderungen im physiologischen Verhalten des Pollens hervorrufen können, kann im Hinblick auf den typischen Verlauf des Prozesses nicht weiter wundernehmen. Es sind aber keine Fälle bekannt, daß hierdurch die auf den Heterostyliefaktoren beruhende alternative Determinierung des Pollens überkompensiert würde. Für diesen Prozeß sind also in erster Linie die Heterostyliefaktorenpaare des Pollenerzeugers ausschlaggebend, andere Gene seines Erbguts oder rein phänotypische Einflüsse können nur modifizierend wirken.

Daß auch die physiologischen Unterschiede der langen und kurzen Griffel bei Heterostylen im wesentlichen durch die Faktoren aa bzw. aA bedingt sind, ließe sich ebenfalls leicht nachweisen. Ich beschränke mich darauf, auf das oben über *Linum hirsutum* und *L. viscosum* Gesagte (vgl. Abb. 3) hinzuweisen, woraus hervorgeht, daß z. B. das Langgriffelfaktorenpaar (aa) physiologische Gleichheit in Griffeln bewirkt, die infolge von Speziesunterschieden große morphologische Verschiedenheiten aufweisen.

Es ist also nicht richtig zu behaupten, die Fertilität bzw. Sterilität bei Heterostylen würde nicht vererbt. Sehen wir doch, daß die physiologischen Unterschiede in den Griffeln sowohl wie im Pollen von mendelnden Genen abhängen, wobei als Besonder-

heit des Vererbungsmodus nur zu beachten ist, daß der Determinationskomplex dieser Faktoren bis auf den männlichen Haplonten übergreift.

Es macht vielleicht stutzig, daß im Pollen der Heterostylen die eigenen Schlauchwachstumsgene inaktiv sein sollen, während sie bei den Selbststerilitäts- und Zertationserscheinungen aktiviert werden. Aber wir wissen ja, daß auch morphologische Eigenschaften des Pollens in manchen Fällen (runde, ovale Form bei *Lathyrus odoratus*) vom Diplonten (BATESON, 1914), in anderen (Größe des Pollens, Form seiner Stärkekörner bei gewissen Oenotheren) von den Pollengenen selbst (RENNER, 1919) abhängen. Auch aus dem Tierreich sind analoge Fälle bekannt. Gewisse Färbungen der Serosa (einer embryonalen Haut) des Seidenspinners werden bestimmt durch die Gene des Embryos, andere dagegen ausschließlich durch Gene des Eies, während die Spermagene inaktiv bleiben (TANAKA, 1925).

Eine andere Frage, deren Beantwortung erst nach Feststellung des Vererbungsmechanismus der physiologischen Heterostylieunterschiede ins Auge gefaßt werden kann, ist die nach dem Zustandekommen dieser Unterschiede, also nach dem Ablauf des erwähnten Determinationsprozesses oder, wenn wir nur dessen Endwirkung in Betracht ziehen, die Frage, auf welchen physikalisch-chemischen Faktoren es beruht, daß der Kurzgriffelpollen in den Griffeln der langgriffligen Form und der Langgriffelpollen in denen der kurzgriffligen besser wächst. Sicheres wissen wir darüber nicht. Was man bisher an Ansichten geäußert hat (V. UBISCH, 1923, 1925; ERNST, 1925), ist rein hypothetisch. Ich gehe daher nicht näher darauf ein. Jedoch möchte ich eine Beobachtung, die vielleicht im Zusammenhang mit dieser Frage steht, kurz mitteilen. Bei gewissen Rassen von *Linum austriacum* sind die Griffel der langgriffligen Form dicht unterhalb der Narbe schon auf sehr frühen Entwicklungsstadien, wenn die Knospen noch ganz geschlossen sind, intensiv blau gefärbt. Eine entsprechend dunkelblaue Stelle findet sich dicht unterhalb der hohen Antheren der kurzgriffligen Form. Dagegen sind im ersten Falle die Filamente, im zweiten die Griffel bis oben hin ziemlich gleichmäßig blaßblau. Das läßt auf ähnliche Stoffwechselvorgänge in den aufeinander „abgestimmten" Organen schließen. Schon BRINK (1925) hat darauf aufmerksam gemacht, daß der Kohlehydratstoffwechsel sowohl bei der Anthokyanbildung als auch bei der Förderung des Pollenschlauchwachstums — es handelt sich bei seinen Versuchen um Zertationsvorgänge — maßgebend sein und ein gewisser Zusammenhang zwischen beiden

Erscheinungen bestehen könnte. Auch SIRKS (1926) greift diesen Gedanken auf. Daher dürfte meine Beobachtung an Lein eine gewisse Beachtung verdienen.

Herrn Dr. KEMMERZELL danke ich auch an dieser Stelle bestens für die Herstellung der Photographien.

Zitierte Literatur.

BRINK, R. A. (1925), Mendelian ratios and the gametophyte generation in Angiosperms. Genetics, **10**.

BATESON, W. (1914), MENDELs Vererbungstheorien. Deutsch v. A. WINCKLER. Leipzig und Berlin, 1914.

ERNST, A. (1925), Genetische Studien über Heterostylie bei *Primula*. Arch. d. Jul.-Klaus-Stift. f. Vererbungsforsch. usw., **1**.

LAIBACH, F. (1925), Zum Heterostylieproblem. Biol. Zentralbl., **45**.

—, — (1925a), Das Taubwerden der Bastardsamen und die künstliche Aufzucht früh absterbender Bastardembryonen. Zeitschr. f. Bot., **17**.

RENNER, O. (1919), Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. Zeitschr. f. Bot., **11**.

SIRKS, M. J. (1926), Mendelian factors in *Datura*. I. Certation. Genetica, **8**.

TANAKA, Y. (1924), Maternal inheritance in *Bombyx mori*. Genetics, **9**.

v. UBISCH, G. (1923), Versuche über Vererbung und Fertilität bei Heterostylie und Blütenfüllung. Zeitschr. f. Bot., **15**.

—, — (1925), Genetisch-Physiologische Analyse der Heterostylie. Bibliogr. Genet., **2**.

---

17. Franz Peterschilka: Pollenanalyse einiger Hochmoore Neurumäniens.

(Vorläufige Mitteilung.)

(Mit 1 Abbildung im Text.)

(Durchgeführt mit Unterstützung des Ministeriums für Schulwesen und Volkskultur in Prag und der Deutschen Gesellschaft für Wissenschaft und Kunst in der tschechoslowakischen Republik.)

(Eingegangen am 8. Februar 1928. Vorgetragen in der Februarsitzung.)

Es werden nur die wichtigsten Tatsachen mitgeteilt, die durch die Untersuchungen von zwölf Profilen aus sechs Hochmooren Siebenbürgens und der Bukowina gewonnen wurden. E. M. W. bedeutet Eichenmischwald aus *Tilia*, *Ulmus* und *Quercus*, neue Standorte recenter Pflanzen sind mit * bezeichnet. Zur Orientierung über das gegenwärtige Waldbild sei hier nur soviel angeführt: *Pinus silvestris* ist im Gebiete der seltenste Waldbaum und hat nur wenige isolierte Standorte auf Moorboden und Felsklippen. Sie erreicht teilweise mit der Buche und Tanne die europäische Ostgrenze; ihr geschlossenes Areal zieht sich bereits in den Waldkarpathen nach Galizien hinein. *Carpinus betulus*, die Hainbuche, besitzt heute ihr Optimum in der kleinen Walachei und bildet westlich von Bukarest Wälder. Ein zweites Optimum liegt westlich des Balaton, sonst ist sie überall in den E. M. W. eingestreut. Letzterer setzt sich zusammen aus *Quercus sessiliflora*, *pedunculata* und *Cerris*, zu denen sich sporadisch *lanuginosa* und im südlicheren Teile auch die ungarische Eiche, *Quercus conferta*, gesellt. *Tilia parvifolia* ist häufig, bildet jedoch keine Wälder mehr wie in Rußland. Neben ihr ist eingestreut *Tilia platyphyllos* und im Westen auch *Tilia tomentosa*. Von Ahornarten ist besonders *Acer tataricum* zu erwähnen, seine mitteleuropäischen Verwandten sind häufig, ebenso die Ulmenarten. Im südlichen Teile sind *Carpinus duinensis*, *Fraxinus ornus* und *Pinus nigra* vorhanden. Die ehemals ausgedehnten Eichenwälder der Niederungen und des Berglandes sind stark dezimiert. Der vorherrschende Waldbaum ist die Buche, die gegen oben von der Tanne und der Fichte abgelöst wird. Die Fichte ist im größten Teile des Gebietes durch die schlanke Karpathenfichte vertreten und bildet zwischen 1600 und 1800 m die obere Baumgrenze. *Pinus montana* wird meist durch *Juniperus nana* und *Alnus viridis*

ersetzt. *Corylus* kommt überall vor und geht im Mittel über 1100 m hinauf. Die Wälder über 900 m sind größtenteils Urwälder mit ursprünglicher Stufengliederung; im Gesamtbilde besteht der Wald aus $^2/_3$ Laub- und $^1/_3$ Nadelholz. $^4/_5$ des Laubholzes stellt heute die Buche, im Nadelholze ist die Fichte mit etwa 90% vertreten, während die Kiefer — Kulturen inbegriffen — kaum $^1/_{100}$% erreichen dürfte. Das heutige Waldrelief, das in horizontaler Ausdehnung ein Mosaik wechselnder Holzarten und Waldtypen, im vertikalen Aufbau aber wegen seiner Ursprünglichkeit ein selten durchbrochenes Schema zeigt, wurde in der Vorzeit durch Zusammenwirken vieler Faktoren aus einfachen Grundlagen nach und nach zum komplizierten Gebilde der Gegenwart gestaltet, wie die folgenden Ergebnisse teilweise beweisen wollen.

1. Commandó. Es liegt von den bisher bekannten Hochmooren der Karpathen am südöstlichsten, 26° 15′ ö. L., 45° 46′ n. B., Höhe 1000 m.

Auf der Hochfläche des Moores dominiert *Sphagnum* mit *Eriophorum vaginatum*, *Andromeda polifolia* und *Vaccinium Oxycoccos;* am Westrande tritt *Pinus silvestris* in schütterem Bestande auf, am Ostrande kommt auch die im Gebiete seltene **Calla palustris* vor. Die Mächtigkeit beträgt in der Mitte 5,0 und am Ostrande 3,25 m. Die Liegendschichte besteht aus Sand und Mergel, darüber lagert Flachmoortorf mit *Phragmites* und *Menyanthes*, dieser wird durch stark zersetzten und später schwach zersetzten Moostorf abgelöst. Die Torfbildung begann bei Anbruch einer Haselzeit.

Auszug aus dem Randprofile mit den Maximawerten der wichtigsten Holzarten in Prozenten:

Tiefe in cm	*Pinus*	*Betula*	*Picea*	*E. M. W.*	*Carpinus*	*Fagus*	*Abies*	*Corylus*
20	0,7	0,7	30,7	8	4	46,7	6	5,3
80	—	4	24	7,4	5,3	54,7	—	1,3
230	1,3	1,3	50	9,7	19,3	5,3	—	12,7
290	—	—	68	14,1	6	—	—	20
320	0,7	1,3	60	16,7	2	—	—	57,3
325	2,7	1,3	58,7	11,3	2	—	—	34,7

Bei Beginn der Torfbildung waren also schon alle unterscheidbaren Waldbäume mit Ausnahme der Buche und Tanne im Gebiete. Besonders stark vertreten waren Fichte, E. M. W. und Hasel; letztere kulminiert in der nächsten Probe, und zugleich erreicht auch der E. M. W. mit der Dominanzfolge *Tilia*, *Ulmus*, *Quercus* sein Maxi-

mum, dem etwas später das der Fichte folgt. Auffallenderweise erscheint nun ein starkes *Carpinus*maximum, das auf größere Waldbestände dieser Baumart zur damaligen Zeit schließen läßt. Mit der Hauptausbreitung der Hainbuche wandert auch die Rotbuche zu, die im oberen Moostorfe rasch zur dauernden Dominanz ansteigt. Als letzter Waldbaum erscheint deutlich nach dem Buchenanstieg die Tanne, erlangt aber nur geringe Werte. Im Profil der Mitte wurde in der Grundprobe das *Corylus*maximum mit 100% erfaßt, der E. M. W. mit 20,7%, darunter *Tilia* mit 12,7%. Daneben ist *Alnus* (wie in Profil 1) und *Picea* bereits stark vertreten und *Carpinus* mit 0,7% vorhanden. Es folgt weiterhin rasch die Dominanz der Fichte (72%), dann der Hainbuche (22%), später die der Rotbuche (56,7%) und erst knapp unter der Oberfläche erreicht die Tanne 8%. Zusammenfassend wäre zu sagen, daß das *Corylus*maximum in die Fichtenzeit, die Hauptausbreitung des E. M. W. und das erste Auftreten von *Carpinus* in die Haselzeit fällt, *Tilia* größere, *Ulmus* kleinere Werte erreicht, *Carpinus* den E. M. W. ablöst, bis zur Massenausbreitung der Buche neben der Fichte der herrschende Waldbaum ist und die Tanne erst lange nach der Buche gegen den Schluß der Torfbildung mit sehr geringen Werten auftritt.

2. Mohostó. Hochmoor in einem Explosionskrater am Büdös, 26° ö. L. und 46° 8′ n. B., Höhe 1050 m. Auf der Hochfläche überwiegen Regenerationskomplexe mit *Sphagnum*, *Empetrum*, *Vaccinium Oxycoccos*, *Andromeda polifolia* und *Eriophorum vaginatum*. Am Rande eines größeren Moorauges sind noch einige Exemplare von *Scheuchzeria palustris* mit **Carex limosa* vergesellschaftet. Autochthone Wäldchen von *Pinus silvestris* und *uliginosa* führen am Rande in den gelichteten Buchen- und Fichtenurwald über. Am Westrande beträgt die Mächtigkeit des Torfes 2, in der Mitte wahrscheinlich über 12 m. Die Verlandung des Sees setzte spätestens um die Haselzeit ein und ist heute noch nicht ganz abgeschlossen.

Die Grundprobe des Randprofiles zeigt bei hohen *Corylus*werten (41%) bereits das Maximum des E. M. W. (66%, davon *Tilia* mit 31,3%!); daneben gibt es hohe *Picea*- und *Betula*werte, während *Carpinus* eben den Anstieg beginnt. Nach einem folgenden *Picea*maximum (39%) dominiert dieser Baum über den E. M. W. mit 26,7%, aus welcher Zeit schon Holz von *Pinus* festgestellt werden konnte. Im herrschenden Hainbuchenwalde erscheint nun *Fagus*, die bald in dauernder Dominanz ihr Maximum (82%) erreicht. Erst in den obersten Schichten des mächtig entwickelten Moostorfes aus dieser überaus langdauernden Buchenzeit tritt *Abies* bis zu 4% auf und steigt *Pinus* bis 39%.

Der Vergleich der Resultate aus den beiden südostsiebenbürgischen Mooren ergibt also völlige Übereinstimmung in der Baumfolge, nur liegt der Mohostó in einem Laubwaldoptimum und zeigt besonders hohe Linden-, Eichen- und Buchenwerte.

3. Mluha (Mlacca). Sattelmoor im mittleren siebenbürgischen Erzgebirge, 23° 24′ ö. L. und 46° 18′ n. B., 230 km WNW von Commandó, Höhe 1220 m. Die Oberfläche zeigt Übergänge von Regenerationskomplexen der Mitte zu Stillstandskomplexen am Rande. Vorherrschend sind *Sphagnum*, *Empetrum* und *Eriophorum*, spärlich vertreten sind *Vaccinium Oxycoccos* und *Drosera rotundifolia*. Das Randgehänge besitzt hin und wieder etwas * *Calluna*. Der Westhang trägt einige verkümmerte Fichtchen und Birken mit Heidel- und Preißelbeeren, *Polytrichum* und *Cladonia*. Kiefernarten fehlen. Eigentümlich sind die vier Mooraugen mit flutendem *Menyanthes;* in ihrer Umgebung stellenweise * *Carex limosa*. Um das Moor zieht sich ein *Nardetum*gürtel.

Die Mächtigkeit beträgt in der Mitte mindestens 6 m — die Angabe von 4 m erwies sich leider als falsch —, am Nordrande wurde der Grund bei 2,60 m erbohrt. Liegendschichte besteht aus mergeligem Sand, darauf lagert gut erhaltener Moostorf, der gegen oben allmählich weniger huminifiziert ist. Am Nordrande sind die jüngsten Schichten durch Abtragung und Brand zerstört; auch wurde hier das Wachstum frühzeitig eingestellt. Über der Brandschichte bildete sich wieder eine neue Moosnarbe.

Die Abbildung zeigt das Diagramm vom Randprofile. In der Grundprobe ist *Pinus* und *Betula* stark vertreten, *Picea*, *Corylus* und die Bäume des E. M. W. mäßig häufig vorhanden. *Alnus* fehlt noch und *Salix* ist betont. In der nächsten Probe steigt *Corylus* plötzlich bis auf 100% an, mit ihr zugleich auch der E. M. W. bis 50%, emporgetrieben durch *Ulmus* (32%). Nach Rückgang von *Pinus* bricht *Picea* rasch durch und erreicht bei abnehmendem E. M. W. ihr Maximum. *Corylus* fällt steil ab und klingt aus. Noch vor dem sichtbaren Fichtenmaximum erscheint *Carpinus* und löst später in steil ansteigender Kurve den E. M. W. ab, während *Picea* sinkt. Deutlich nach *Carpinus*, aber vor deren Maximum (31%), erscheint sporadisch die Buche und nicht viel später die Tanne. Der Anstieg der beiden erfolgt fast gleichzeitig, ihre starke Expansion drängt *Carpinus* und *Picea* zurück.

Die Fortsetzung zeigt das Profil der Mitte. Es beginnt bei 4,50 m mit dem *Corylus*maximum (99%), dem das der Fichte und

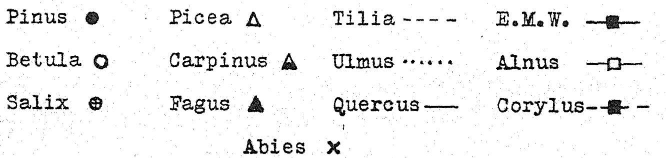


Diagramm des Randprofils aus dem Moore „Mluha“.

des E. M. W. folgt. Wiederum erreicht darauf *Carpinus* 30,7 %. *Fagus* erscheint sporadisch bald nach *Carpinus* und breitet sich später gemeinsam mit der zuletzt einwandernden Tanne aus. *Fagus* dominiert mit 50 %, *Abies* mit 28 %. Die Oberflächenproben geben das heutige Waldbild der nähereren Umgebung — eine sekundäre baum- und strauchlose Bergwüste, nur in einigen Tälern Eiche, Buche und Tanne — fast genau wieder, weil *Pinus* fehlt und *Picea* weiter entfernt ist.

4. Molhas. Hochmoor 55 km NW von Mluha, 23° ö. L., 46° 43′ n. B., im Ostausläufer des eigentlichen Biharigebirges, Höhe 916 m, an der oberen Grenze der Eichenstufe. In der Mitte ist es 5,6 m mächtig und besteht hier fast nur aus schwach zersetztem Moostorf. Die Hochfläche trägt Regenerationskomplexe und gegen Süden Übergangskomplexe zu mehr hygroxerophytischen Vereinen (*Eriophorum*, *Calluna*, Fichtenwäldchen mit *Vaccinien*). **Vaccinium Oxycoccos*, **Empetrum* und **Andromeda* sind seltener. Auf schwankender Decke sind in der Mitte **Rhynchospora alba* und **Scheuchzeria palustris* vereint. Auch **Carex pauciflora* kommt vor.

Die Torfbildung begann erst bei dem Rückgange der Hainbuche und der hier gemeinsamen Ausbreitung von *Fagus* und *Abies*; die Schlammschichte jedoch reicht bis in die Haselzeit. 1. Probe: *Corylus* 47 %, E. M. W. 13 %, *Picea* 55 %, *Alnus* 13,3 %, *Pinus* 2,7 %, *Betula* 12 %, *Salix* 3 %. Dann folgen der Reihe nach die Maxima (in Prozenten): E. M. W. 22,6 (Eiche am stärksten), *Picea* 63,3, *Carpinus* 12, *Abies* 39, *Fagus* 43. Molhas stimmt also mit Mluha in Baumfolge und Dominanzverhältnissen gut überein, nur tritt *Carpinus* hier dauernd hinter dem E. M. W. zurück. Charakteristisch für diese beiden westsiebenbürgischen Moore gegenüber denen des Südostens sind die hohen Tannen- und Ulmenwerte und die gleichzeitige Ausbreitung von Buche und Tanne.

5. Poeana Stampi. Hochmoor auf der osteuropäischen Wasserscheide westlich von Dorna Vatra (Bukowina), 25° 10′ ö. L. und 47° 20′ 3″ n. B., Höhe 882 m. Am Rande gegen die Paßstraße ist ein Torfstich (Terrassenabbau), der einen schwachen, aber deutlichen Holzhorizont erkennen läßt. Dieser bildete sich zur Zeit des *Carpinus*maximums. Die Mächtigkeit der Ablagerung beträgt gegen die Mitte 4 m, am Rande 2,40. Die waldfreie Hochfläche besitzt die gewöhnlichen Regenerationskomplexe. Am West- und Ostrande sind Übergangs- und Stillstandskomplexe mit *Pinus montana* und autochthoner *Pinus silvestris*. Auch *Betula humilis* kommt vor.

Auszug aus dem Bohrprofile mit den Prozentwerten der wichtigsten Baumarten:

cm	*Pinus*	*Betula*	*Picea*	*E. M. W.*	*Carpinus*	*Fagus*	*Abies*	*Corylus*
20	25,3	1,3	46,7	4,7	1,3	13,3	3,3	2
80	1,3	2	33,3	8,7	6	23,3	16,7	1,3
140	5,3	6,7	25,3	5,4	13,3	30,7	2,7	27
230	4,7	2	55	10,9	21	1,3	—	4
290	19	6	58	20,9	0,7	—	—	13
325	0,7	4,7	76	10	—	—	—	48
340	6	19	65	6	—	—	—	23

Die Moorbildung setzt bei Beginn einer Haselzeit ein. *Corylus* steigt parallel mit *Picea* an, am Grunde ist Fichtenholz. Bald folgt der E. M. W. mit der Reihenfolge *Tilia*, *Ulmus*, (mit höchsten Werten), *Quercus* und erreicht sein Maximum in beiden Profilen deutlich nach dem *Corylus*maximum und nach dem *Picea*maximum. *Carpinus* erscheint in beiden Profilen im Anstieg des E. M. W. zunächst spärlich, steigt aber später rasch an und dominiert in der holzreichen Schichte. Die Buche, die frühestens vor dem *Carpinus*-maximum auftritt, breitet sich nun rasch aus und deutlich später folgt auch die Tanne.

6. Cosna. Flachmoor mit Moosmoordecke, 4 km NÖ vom letzten Moore, Höhe 860 m. Der größte Associationskomplex ist Wiesenmoor mit *Betula humilis*, *Menyanthes*, *Parnassia*, *Comarum*, *Dianthus superbus;* grabhügelige Bulte mit *Sphagnum*, *Polytrichum*, *Andromeda*, *Vaccinium*, *Oxycoccos* und *Vitis Idaea*. *Ligularia sibirica* ist sehr selten in gleicher Formation wie in Böhmen bei Habstein. *Phragmites* ist nur stellenweise vorhanden. Einen zweiten Komplex stellt ein *Eriophoretum-Caricetum pauciflorae*. Am Nordwestrande steht ein autochthones Kiefernwäldchen. Die Mächtigkeit erreicht in der Mitte 3,40 m. Zu unterst liegt eine große Mergelschichte. Die Torfablagerung trägt den Charakter eines Fichtenwaldmoores.

In der 1. Probe erreicht *Picea* sofort ihr Maximum mit 92%. Vorhanden sind E. M. W. und *Pinus* und sehr wenig *Corylus*. Letztere steigt später maximal bis 15% an, ihr Maximum fällt mit dem des E.M.W. (7%) zusammen. Dann folgt das *Carpinus*maximum (15,3%), viel später dominiert *Fagus* (26,7%) und endlich *Abies* (16,7%). Die Baumfolge ist also dieselbe wie in dem benachbarten Moore, nur sind die Maxima in den unteren Schichten wegen Überrepräsentation der Fichte etwas kleiner. In Cosna gipfelt *Corylus* und der E. M. W. noch deutlicher als in Stampi nach *Picea*.

Der Vergleich der beiden letzten nördlichen Moore mit den vorher studierten ergibt für die nördlichen geringere Werte des E. M. W. und der Hasel, obwohl sie tiefer liegen, dafür war die Fichte in ihrer Umgebung am frühesten und stärksten ausgebreitet; sie ist bereits vor der Haselzeit der herrschende Waldbaum, wie sie auch heute noch in den benachbarten Urwäldern ihr Optimum zu haben scheint. Der Südosten besitzt die höchsten Lindenwerte, der Westen die höchsten Ulmenwerte, der Nordosten nimmt bezüglich des E. M. W. eine Mittelstellung ein. Die *Carpinus*werte sind fast überall relativ gleich, jedoch tritt der Baum im Süden am frühesten auf. Auch bezüglich der Tannenwerte hält der Nordosten die Mitte ein, die der Buche sind jedoch niedriger. Die höchsten Tannenwerte sind in Nordwesten, die niedrigsten im Südosten. Die höchsten Buchenwerte finden wir gegen Süden und Südosten, ebenso dominiert in allen Mooren mit Ausnahme des nordwestlichen und der nordöstlichen die Buche in den subrecenten Schichten; bei den Ausnahmen ist es die Fichte. Allen gemeinsam ist die ursprüngliche Artenarmut an Waldbäumen und die Baumfolge: *Pinus*, *Picea*, *Corylus*, E. M. W. und nachher das besonders auffällige *Carpinus*maximum zwischen Buchen-Tannenzeit. Bemerkenswert ist auch das verspätete Auftreten der Tanne gegenüber der Buche in den Mooren des Südostens, während der Westen durch ungefähr gleichzeitige Ausbreitung dieser Bäume und bedeutend größeren Anteil der Tanne gekennzeichnet erscheint. Auch in den bisher untersuchten Profilen aus dem mittleren Karpathorußland wird die Tanne wieder seltener. Tanne, Buche und Kiefer haben ihre heutige Ostgrenze seit der Zeit der Torfbildung wohl kaum oder höchstens nur in geringem Maße überschritten; natürlich bleibt für letztere noch die Wahrscheinlichkeit, daß sie in dem langen Zeitraume zwischen Rückzug des Inlandeises und Beginn der Moorbildung auch in diesem Gebiete stärker verbreitet war als heute, findet sich doch in einem der karpathorussischen Moore, also außerhalb ihres geschlossenen Vorkommens, eine ausgesprochene Kiefernzeit.

Der Vergleich mit der für das westliche Mitteleuropa und Nordeuropa ermittelten waldgeschichtlichen Periodenfolge und die weitere Ausdeutung hinsichtlich Klimaschwankungen, Grenzhorizont, „Refugien“ u. a. wird in der Hauptarbeit, die sich über den ganzen Karpathenzug erstrecken wird, in größerem Rahmen durchgeführt werden.

Deutsches Botanisches Institut in Prag II, Viničná 3a.

18. E. Heinricher: Über einen Hexenbesen auf Cydonia japonica.

(Mit 3 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 14. Februar 1928. Vorgetragen in der Februarsitzung.)

Im Innsbrucker Botan. Garten entwickelte sich 1924 auf einem Strauch der japanischen Quitte ein typischer Hexenbesen, sehr ähnelnd solchen, die *Exoascus Cerasi* auf den Kirschbäumen erzeugt.

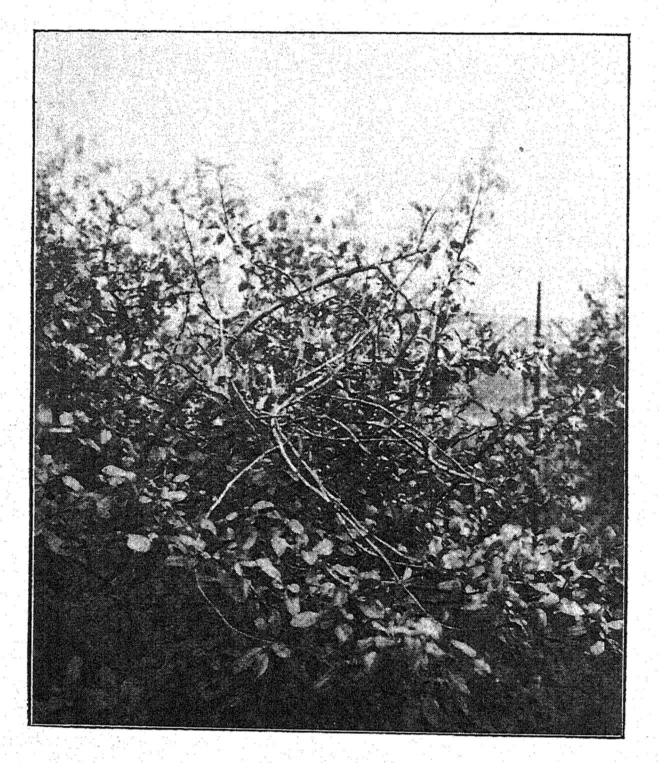


Abb. 1.

Einigen Teilnehmern an der Tagung der Ges. d. Naturforscher und Ärzte 1924 konnte ich ihn auf einem Gang durch den Garten vorführen. Im Oktober hatte Kollege WAGNER die Freundlichkeit, die zwei photographischen Aufnahmen zu machen, die hier wiedergegeben werden. Auf der ersten ist der Hexenbesen in normaler Lage am *Cydonia*-Busch zu sehen; für die zweite Aufnahme wurde

er mit dem tragenden Zweig vom Strauche hochgehoben, so daß die ganze Bildung klar übersehen werden kann. Die Zweige des Besens waren zum Teil ziemlich stark hypertrophisch und sehr saftreich, zum Teil mehr lang, peitschenförmig und gekrümmt. Von einem der ersteren Zweige ließ ich im Sommer ein Aquarellbild anfertigen. Die Blätter waren in der Flächenentwicklung gegenüber denen gesunder Triebe stark zurückgeblieben. Ihre Oberseiten zeichneten sich durch leuchtend rote Färbung aus, die Unterseiten erschienen mehr rötlichweiß, mit starker Ausprägung des netzigen Geäders. Über die Ausmaße des Hexenbesens kann ich nur nach dem trocken aufbewahrten Angaben machen. Er erreicht in der Breite 1,2 m, mehr oder minder senkrecht dazu 0,6.

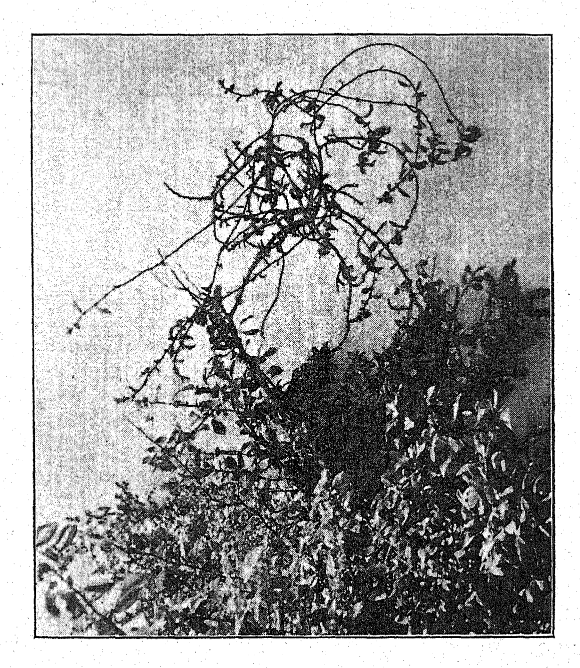


Abb. 2.

Darnach läßt sich bestimmen, daß die Aufnahme in Abb. 2 den Hexenbesen in annähernd $^1/_{20}$ nat. Größe wiedergibt.

Den Winter 1924/25 überdauerte der Hexenbesen, in dem folgenden erlag er aber dem Froste. Das gab Veranlassung, ihn abzuschneiden und im Museum aufzubewahren.

Am Endteil des Sprosses, der nach Entnahme des Besens am Strauche verblieben war, entwickelte sich 1926 ein Trieb, der wieder alle Kennzeichen eines Hexenbesens aufwies; durch starken

Wind wurde er jedoch anfangs Juli gebrochen. Das veranlaßte den Garteninspektor BEER, ein Auge dieses Sprosses auf einen gesunden Zweig der gleichen *Cydonia japonica* aufzupfropfen. Aus dieser Knospe entwickelte sich noch im gleichen Jahre wieder ein ganz ansehnlicher Hexenbesen, wie ich am 22. Oktober 1926 feststellte.

Dieser Hexenbesen erlag abermals dem Winter 1926/27. Die Triebe sind offenbar sehr wasserreich, wie schon ihr luxurierendes, rasches Wachstum erkennen läßt, sie enthalten ein wenig ausgereiftes Holz und erliegen leicht der Winterkälte.

Der Befund am 21. März 1927 ergab, daß nur der basale Teil des Hexenbesens vermutlich noch lebend war. Der abgestorbene obere wurde abgeschnitten.

Am 22. Juni 1927 wurde festgestellt, daß die der Schnittstelle nächste Knospe wieder zu einem typischen Hexenbesen ausgewachsen war, und am 2. September buchte ich über den entstandenen Trieb folgendes: „Länge gut 1 m, 6 Seitenzweige, von denen ein Teil auch wieder die Länge von 1 m und darüber erreicht". Zwei dieser Seitenzweige hatten auch selbst wieder Zweige, der eine 5, der andere 3, und auch diese waren in charakteristischer Weise peitschenförmig gestreckt. Die Blätter der Sprosse waren teilweise intensiv rot und mehr klein, offenbar im Wachstum gehemmt, andere größer und grüner. Solche fanden sich gegen das Ende der Sprosse vor. Man darf vielleicht vermuten, daß erstere stark infiziert, letztere aber dem infizierenden Agens mehr oder minder entwachsen gewesen seien. Ich muß aber gleich sagen, daß der Erreger, welcher zur Hexenbesenbildung führt, nicht nachgewiesen ist. Ich vermute, daß es sich um einen *Exoascus* handelt, habe aber den Pilz in den Blättern nicht nachweisen können und die Sprosse auf Mycel nicht untersucht. Ich konnte der Sache keine gründliche Untersuchung widmen, es fehlte die dazu erforderliche Zeit.

Eine Exoascacee auf *Cydonia japonica* ist ja schon bekannt, allein um diese kann es sich in unserem Falle nicht handeln. Nach SCHROETER, in seiner Bearbeitung der Exoascaceae in den „Natürlichen Pflanzenfamilien" (1. T. Abt. 1, 1897, S. 160), wird dieser Pilz in die Untergattung II, *Exoascella* (*Taphrina* in der Begr. von SADEBECK) gestellt, besitzt kein perennierendes Myzel, bildet keine Hexenbesen, sondern beschränkt sich auf die Bildung von Blattflecken. Der Pilz ist auch als *Exoascus bullatus* (Berkeley et Broome) Tulasne geführt und soll auf den Blättern von *Pirus*

communis und *Cydonia japonica* blasenförmige, vom Hymenium überzogene Flecken bilden.

Hexenbesen auf *Cydonia japonica* sind meines Wissens noch nicht erwähnt[1]). Daß es sich bei denen, die ich hier beschrieb, um einen *Exoascus* handelt, erscheint mir aber in hohem Maße wahrscheinlich, obschon der Nachweis des Pilzes noch nicht erbracht ist. Es sprechen einige Momente dafür, die ich späterhin anführen will.

Zunächst wäre die Frage zu erörtern, woher die Infektion der *Cydonia* gekommen sein mag. Da ist die Vermutung vielleicht berechtigt, daß es *Exoascus Cerasi* (Fuckel) Sadebeck sein könnte, daß also dieser auf *Cydonia japonica* überzugehen vermag. Die Gelegenheit hierzu ist in unserem Garten vorhanden, da in den „biologischen Gruppen" ein Kirschbaum mit ein paar Hexenbesen steht; die *Cydonia* ist allerdings etwa 100—120 m davon entfernt. Ich habe seinerzeit gezeigt, daß man die von *Exoascus Cerasi* erzeugten Hexenbesen leicht vermehren, beziehungsweise übertragen kann, indem man Knospen oder einen kleinen Trieb eines Hexenbesens auf einen gesunden Sproß eines Kirschbaums pfropft und habe solche derartig entstandene Hexenbesen auch bildlich vorgeführt[2]). Der erste solche Baum fiel der Auflassung des alten botanischen Gartens zum Opfer, doch ist im neuen Ersatz dafür geschaffen worden.

Daß es sich bei den beschriebenen wiederholten Regenerationen des Hexenbesens auf der japanischen Quitte um ein überwinterndes Myzel handeln müsse, scheint mir fast außer Frage. Das Charakteristische der vorliegenden Hexenbesenbildung, nicht weniger

---

1) Auch in der wertvollen Studie, die kürzlich MAGDALENE WIEBEN, „Die Infektion, Mycelüberwinterung und die Kopulation bei Exoasceen" (Forschungen auf dem Gebiet der Pflanzenkrankheiten etc., herausgegeben von Dr. E. SCHAFFNIT, 3. Heft, 1927; Jena, G. FISCHER) veröffentlichte, ist nur *Taphrina bullata* als auf *Cydonia japonica* vorkommend erwähnt. Desgleichen enthält die Zusammenstellung der auf Holzpflanzen beobachteten Hexenbesen, die SOLEREDER 1905 verfaßte (Naturwiss. Ztschr. für Land- und Forstwirtschaft, 3. Jahrg., S. 17), keine Angabe für *Cydonia japonica*.

2) HEINRICHER, E., „*Exoascus Cerasi* (Fuckel) Sadebeck als günstiger Repräsentant Hexenbesen bildender Pilze für pflanzenbiologische Gruppen" (Naturwiss. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtschaft, 3. Jahrg., 1905). Später habe ich noch die Abbildung eines Kirschbäumchens veröffentlicht, dessen Krone nur aus aufgepfropften Hexenbesenzweiglein bestand, d. h. aus solchen herangewachsen war. („Zur Frage nach der assimilatorischen Leistungsfähigkeit der Hexenbesen des Kirschbaumes", in den Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XXXIII, 1915, S. 245.)

die Regenerationsfähigkeit, wie auch die Übertragbarkeit durch Pfropfen sind weitere Stützen, die für die *Exoascus*natur des Erregers sprechen[1]).

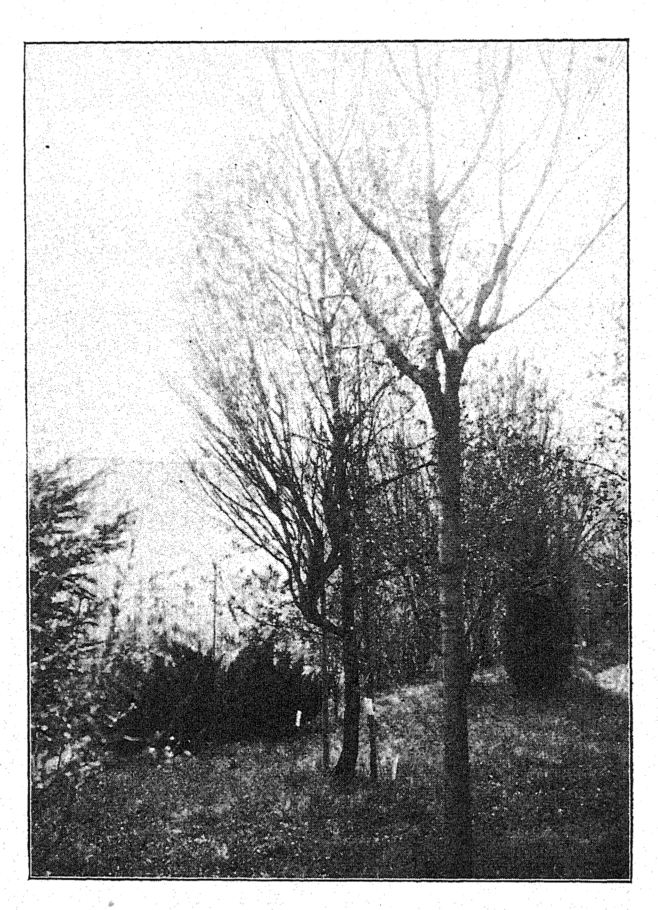


Abb. 3.

Der Hexenbesen auf *Cydonia japonica* erinnert in mehrfacher Hinsicht an den, welchen ich seinerzeit auf *Prunus Padus* fand, beschrieb und auch bildlich zur Anschauung brachte. Dieser Hexenbesen war durch seine gewaltigen Dimensionen bemerkens-

1) Fräulein WIEBEN hat auch durch Sproßkonidien-Infektion kleine Hexenbesen der *Taphrina epiphylla* auf *Alnus incana* zu erzeugen vermocht. (Vgl. a. a. O., dort auch die Literaturangaben über KLEBAHNS, unter dessen Leitung Frl. W. arbeitete, gelungene Infektionen.)

wert. Wie das erwähnte Bild[1]) zeigt, war er im Frühjahr 1905 durch Schneelast gebrochen worden und ging später zu Grunde. Ich ließ aber ein Reis auf eine *Prunus Padus* aufpfropfen, und aus diesem entwickelte sich ein neuer Hexenbesen mit Ausmaßen, welche die des Mutterhexenbesens noch doppelt übertreffen. 1924 bestimmte ich seine Höhe und Breite mit annähernd 5 m. Einige Jahre vorher (9. 4. 1921) hat ihn Prof. WAGNER aufgenommen, und diese Aufnahme bringt die Abb. 3. Der Baum steht in den biologischen Gruppen des Bot. Gartens. Der Hexenbesen tritt deshalb so scharf hervor, weil er in der Belaubung noch zurückgeblieben war, während sich diese in der Krone der Traubenkirsche schon ziemlich weit vollzogen hatte. Man sieht, daß der Hexenbesen aus einem Trieb erwachsen ist, der einem unteren Seitenast des Baumes aufgepfropft worden war. Heute verdeckt der mächtige Hexenbesen die Krone des Baumes schon stark. In der unten erwähnten Mitteilung berichtete ich, daß ich in den Blättern des Mutterhexenbesens auf *Prunus Padus* das subkutikulare Myzel nicht nachweisen konnte. Am abgebildeten Deszendenten habe ich noch nicht danach gesucht, und ebenso sind seine Sprosse, wie auch jene des Hexenbesens auf der *Cydonia japonica* auf perennierendes Myzel noch nicht geprüft worden. Ich wäre gern bereit, dem, der sich dafür interessiert, Material von beiden Hexenbesen zu liefern, und der Anlaß zu dieser Mitteilung war auch darin gelegen, durch sie zu einer solchen Untersuchung anzuregen.

Bei der Verwandtschaft der Träger dieser Hexenbesen mit dem Kirschbaum, die bei der Traubenkirsche als Angehörige der gleichen Gattung eine nahe, bei der japanischen Quitte eine einigermaßen fernere ist, hat der Gedanke, daß der Erreger in allen diesen Fällen der gleiche sei, immerhin einige Berechtigung. Ich stelle mir vor, daß diese Wirte in der Hauptsache nur den Befall der Sprosse durch den *Exoascus Cerasi* und sein Perennieren daselbst gestatten, zur Ascus-Fruktifikation in den Blättern aber nicht oder doch nur ausnahmsweise gelangen. Auch scheint das Auftreten auf beiden Wirten ein seltenes zu sein. Ich habe in der freien Natur noch keinen zweiten Hexenbesen auf der Traubenkirsche gefunden und, daß sich auf *Cydonia japonica* kein solcher in der Literatur bisher angeführt findet, spricht im gleichen Sinne.

---

1) „Ein Hexenbesen auf *Prunus Padus* L." (Naturw. Ztschr. f. Land- und Forstwirtschaft, 3. Jahrg., S. 349.)

Im allgemeinen erfolgen überhaupt Infektionen bei den Hexenbesen bildenden Exoasceen oft nur spärlich oder sind doch an enge Bedingungen gebunden. Eine wesentliche Rolle scheint hierbei die Feuchtigkeit des Standortes zu spielen. Hinweise darauf enthält auch WIEBENs Abhandlung (a. a. O. S. 146). Eine spontane Vermehrung der Hexenbesen, am Kirschbaum mit den aufgepfropften, ist in unserem Garten nicht eingetreten; die sonnige, trockene Lage wird dem entgegenwirken. Die Beschränkung auf sehr vereinzelte Hexenbesen an Kirschbäumen ist mir mehrfach aufgefallen und ebenso ein Steigen der Zahl an Bäumen in dichter bepflanzten und feuchter gelegenen Obstgärten.

Sehr auffällig ist der Zusammenhang zwischen Feuchtigkeit und der Entstehung der Hexenbesen bei *Taphrina epiphylla* auf *Alnus incana.* In unseren biologischen Gruppen sind an der Grauerle Hexenbesen an Ausläufertrieben vorhanden. Einzelne Hexenbesen starben ab, immer wieder kommen durch Infektion neue zur Bildung. Das beschränkt sich aber auf die beschattete, feuchte, bodennahe Region, höher oben sah ich noch keine Hexenbesen entstehen. Am Inn aber und seinen Auen konnte ich solche auch in den Kronen des Erlenbestandes beobachten, wobei sicher die daselbst naturgemäß erhöhte Luftfeuchtigkeit maßgebend wirksam ist.

Innsbruck, Botanisches Institut im Februar 1928.

---

19. Hans Molisch: Beiträge zur Mikrochemie der Pflanze.

Nr. 17. Über ein bei den Kakteen vorkommendes, einen roten Farbstoff lieferndes Chromogen.

(Eingegangen am 24. Februar 1928. Vorgetragen in der Februarsitzung.)

Über einen solchen Farbstoffbildner war bisher meines Wissens nichts bekannt. Bei meinen mehrfachen Beschäftigungen mit Kakteen bemerkte ich zu wiederholten Malen, daß an frischen Wundflächen verschiedener Kakteen, wenn sie in feuchtem Raum und etwas naß gehalten werden, schon in 2—5 Tagen ein roter, meist ein ziegelroter bis karminroter Farbstoff auftrat. Da ich diese Beobachtung bei den verschiedensten Pflanzen der erwähnten Familie zu machen Gelegenheit hatte, so beschloß ich diese Erscheinung genauer zu verfolgen.

Echinopsis Zuccariniana.

In dem intakten Stamme dieser Pflanze findet sich kein karminroter Farbstoff. Wenn man aber einen Sproß mit dem Messer in mehrere Stücke zerschneidet, diese mit destilliertem oder gewöhnlichem Wasser benetzt und auf nasses Filterpapier einer Petrischale legt, so werden die Wundflächen nach 2—5 Tagen, vorausgesetzt daß sie recht naß gehalten werden, mehr oder weniger intensiv rot. Desgleichen auch das Papier, auf dem die Wundfläche liegt. Gute Resultate erhält man auch, wenn man ein etwa haselnußgroßes Stück so in ein Proberöhrchen legt, daß es mit einem Ende ins Wasser taucht und der größere Teil in die Luft ragt. Diese muß feucht sein, weshalb die Eprouvette mit einem Korkstöpsel verschlossen werden soll.

Die der roten Wundfläche angehörenden abgestorbenen Zellen erscheinen intensiv karminrot gefärbt, die darunter liegenden lebenden Zellen aber nicht. Der Zellkern und die Chlorophyllkörner des Stengelparenchyms enthalten soviel von dem Farbstoff, daß sie stellenweise aus der blasseren Färbung des Plasmas hervorstechen. Auch die Zellhäute sind mehr oder minder stark rot gefärbt. Die Epidermiszellen und die plasmaführenden Elemente des Stranggewebes nehmen gleichfalls an der roten Färbung teil. Auch die Schleimzellen, diese jedoch in geringerem Grade.

Eigenschaften des Farbstoffs.

Im Wasser nur spurenweise löslich, in Alkohol, Äther, Benzol, Glyzerin, Olivenöl unlöslich.

Säuren: Auf Zusatz von (10 %) Salzsäure tritt schon nach wenigen Minuten eine Mißfärbung nach gelbbraun ein.

Auch in Salpetersäure macht der rote Farbenton einem schmutzig gelbbräunlichen Platz.

Ähnlich verhält sich der Farbstoff in verdünnter Schwefelsäure oder Essigsäure.

Alkalien: Ammoniak (10 %) ruft nach ein bis mehreren Tagen Entfärbung hervor.

Kalilauge (10 %) entfärbt den Farbstoff langsam, hingegen behält er in Sodalösung (3 %) noch nach mehreren Tagen seine Farbe.

Aus diesem Verhalten des roten Farbstoffs Lösungsmitteln, Alkalien und Säuren gegenüber geht schon bestimmt hervor, daß der rote Farbstoff weder die Eigenschaften des Anthokyans noch die eines andern roten Pflanzenfarbstoffs (Phykoerythrin, Bakteriopurpurin, *Schenckia*pigment[1])) besitzt.

Ich konnte die Entstehung des roten Farbstoffes im Stamme bei allen Kakteen, die ich wahllos daraufhin untersucht habe, mit Ausnahme von *Peireskia trinervia* feststellen. Es waren folgende Gattungen und Arten:

1. *Opuntia Schumanii*
2. „ *maxima*
3. „ *tortuosa*
4. „ *tomentosa*
5. „ *Hamburgana*
6. „ *Hamiltoniana*
7. „ sp.
8. „ *auriceps*
9. „ *ficus indica*
10. *Mamillaria cirrhifera*
11. „ *hystrix*
12. *Echinopsis Eyriesii*
13. „ *Zuccariniana*
14. „ *paraguyaensis*
15. *Echinopsis Decaisneana*
16. „ *multiplex*
17. *Echinocactus Laglionis*
18. *Cereus lamprochlorus*
19. „ *flagelliformis*
20. „ *peruvianus*
21. „ *Mac Donaldiae*
22. „ *macrogonus*
23. „ *cinnabarinus*
24. *Phyllocactus* sp.
25. *Pilocereus Strausii*
26. *Epiphyllum truncatum*
27. *Rhipsalis cribata*
28. *Peireskia aculeata*

Der rote Farbstoff entsteht postmortal nicht nur im Stamme, sondern, wie ich mich bei *Opuntia*-Arten und *Phyllocactus* sp. über-

1) MOLISCH, H.: Über ein neues, einen karminroten Farbstoff erzeugendes Chromogen bei *Schenckia blumenaviana* K. Sch. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XIX. Bd. (1901) p. 149.

zeugt habe, auch in der Wurzel. Der Farbstoff entwickelt sich abgesehen von *Peireskia trinervia* zwar bei allen untersuchten Arten, jedoch in verschiedener Menge. Manche Gattungen wie z. B. *Echinopsis* färben sich an den Wundflächen sehr stark, andere wie *Echinocactus* viel weniger.

Da die Kakteen ganz wahllos zur Prüfung herangezogen wurden und fast alle den roten Farbstoff nach Verwundung lieferten, so darf man wohl schließen, daß das den roten Farbstoff liefernde farblose Chromogen bei Kakteen, soweit die Untersuchungen bisher reichen, eine fast allgemeine Verbreitung genießt.

Es ist bekannt, daß man die verschiedensten Kakteen gegenseitig aufeinander mit Erfolg pfropfen kann trotz der großen Verschiedenheit im Habitus. Die Saftverwandtschaft zwischen den verschiedenen Gattungen muß daher sehr groß sein. Das allgemeine Vorkommen des erwähnten Chromogens scheint mir ein neuer Beleg dafür zu sein.

Ich will im folgenden, um einen kurzen Ausdruck für den postmortal entstehenden roten Farbstoff zu haben, und Umschreibungen zu vermeiden, diesen Kaktorubin (von *Cactus* und *ruber*, rot) nennen.

Wenn dieser rote Farbstoff sich aus dem in den Zellen vorhandenen farblosen Chromogen entwickeln soll, müssen die Zellen absterben oder abgestorben sein. Niemals findet sich in den intakten lebenden Zellen eine Spur des Kaktorubins. Dieses entwickelt sich erst in der sterbenden oder toten Zelle. Es ist aber mit Rücksicht auf das Auftreten des roten Farbstoffs von Wichtigkeit, wie der Tod der Zelle herbeigeführt wurde. Tötet man das Gewebe, z. B. ein Sproßstück von *Opuntia decumana*, durch siedendes Wasser, so entsteht der Farbstoff nicht. Er erscheint auch nicht, wenn das Gewebe durch gewisse Dämpfe wie Alkohol, Äther oder Benzol abgetötet wird. Hingegen bildet er sich stets in den abgestorbenen Zellen der Wundflächen, wenn diese genügend feucht gehalten werden. Diese Tatsachen sprechen dafür, daß es sich bei der Bildung des Farbstoffs um einen enzymatischen Vorgang handelt. Wird das Gewebe kochendem Wasser ausgesetzt, so wird das Enzym unwirksam gemacht und die Farbstoffbildung bleibt aus. Durch die vorhin genannten Dämpfe wird dasselbe erzielt.

In der lebenden Zelle sind offenbar Enzym und Chromogen räumlich getrennt und erst nach dem Eintritt des Todes prallen die beiden Stoffe aufeinander und geben nach einiger Zeit Veranlassung zur Bildung des Kaktorubins. Dies läßt sich sehr schön

an Wundflächen beobachten, sei es, daß diese durch das Messer oder durch Brechen der Sprosse erzielt wurden.

Einer auffallenden Erscheinung muß ich noch gedenken, und zwar der folgenden. Wenn man eine frische Kaktee in einer Reibschale fein verreibt und dann an der Luft stehen läßt, so bildet sich auffallender Weise der rote Farbstoff in dem naß gehaltenen Gereibsel nicht. Auch nicht in Spuren. Dies ist wohl auch der Grund, warum die Chemiker, die bisher über die Chemie der Kakteen gearbeitet haben, die postmortale Entstehung des Kaktorubins übersehen haben. Die Tatsache, daß die abgestorbenen Zellen einer Wundfläche Kaktorubin bilden, das Gereibsel aber nicht, ist schwer zu erklären und erscheint mir geradezu rätselhaft. Sie legt aber den Gedanken nahe, daß das unter der Wundfläche befindliche lebende Gewebe das Enzym in die tote Schichte reichlich nachschiebt und dadurch die Überführung des Chromogens in das Kaktorubin ermöglicht. Bei dem Gereibsel ist dies nicht möglich, weil es nur aus ganz zerstörten Zellen besteht. Ob dieser Erklärungsversuch den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, weiß ich nicht, ich lege auf ihn kein besonderes Gewicht, weil er mich selbst nicht befriedigt.

Für die Überführung des Chromogens in den roten Farbstoff ist Sauerstoff nötig. Er entsteht nur, wenn Wundflächen der atmosphärischen Luft ausgesetzt sind. Legt man ½ cm dicke Schnitte von *Echinopsis Zuccariniana* auf den Grund zweier Proberöhren, die eine gefüllt mit ausgekochtem Wasser, die andere mit nur soviel Wasser, daß die Stücke nur mit etwas Wasser naß gehalten werden, so zeigt sich nach 1—5 Tagen, daß die mit Luft in Berührung befindlichen Gewebestücke Kaktorubin gebildet haben, die tief ins Wasser tauchenden und von Sauerstoff ziemlich abgeschlossenen aber auch nicht in Spuren. Im luftleeren Raume unterbleibt gleichfalls die Bildung des roten Farbstoffs.

Als ich das Kaktorubin in den Kakteen entdeckte, kam mir der Gedanke, ob nicht vielleicht zwischen diesem roten Farbstoff und dem bekannten Cochenillefarbstoff irgend eine Beziehung und Verwandtschaft besteht. Bekanntlich liefert diesen die Cochenille- oder Nopalschildlaus, *Coccus Cacti*, die auf verschiedenen Kakteen, vornehmlich auf *Opuntia coccionellifera* Mill., *Opuntia elatior* Mill., *Opuntia Tuna* Mill. und anderen Kakteen lebt, im tropischen Südamerika und Mexiko heimisch ist und in mehreren Ländern (Guatemala, Honduras, Teneriffa, Algerien und anderen Ländern) gezüchtet wird. Die befruchteten Weibchen, die vor der Eiablage stark anschwellen, werden mit Pinseln von

den Pflanzen abgestreift und dann in der Sonne oder bei Ofenwärme getrocknet. Die Tiere sind mit einer schön roten Farbstoffmasse erfüllt, die großenteils aus Karminsäure besteht, einem Glykosid, das mit verdünnten Säuren gekocht, Karminrot und Zucker gibt[1]). Die Konstitution der Karminsäure ist derzeit noch nicht vollkommen aufgeklärt. In der lebenden Kaktee findet sich, wie ich gezeigt habe, ein farbloses Chromogen, das postmortal das Kaktorubin liefert. Die Schildlaus saugt den das Chromogen enthaltenden Saft und macht daraus gleichfalls einen roten Farbstoff, das Cochenillerot oder Karminsäure. Vergleicht man die Eigenschaften der beiden Farbstoffe, so ergibt sich folgendes:

Karminsäure.	Kaktorubin.
Farbe karminrot	Ziegel- bis karminrot
Kristallisiert in Nadeln	Kristallisiert nicht
Schwer löslich in Wasser	Kaum löslich in Wasser
Sehr schwer löslich in Alkohol	Unlöslich in Alkohol
„ „ „ „ Äther	„ „ Äther
„ „ „ „ Benzol	„ „ Benzol
„ „ „ „ Eisessig	Rote Farbe verschwindet in Essigsäure
Alkalien (Ammoniak, Kalilauge und Soda) lösen leicht mit karminroter Farbe.	Entfärben mit Ausnahme von Soda.

Schon aus diesem Vergleich geht hervor, daß die beiden Farbstoffe nicht identisch sind. Trotzdem besteht aber die Möglichkeit, daß das Mutterchromogen des Kaktorubins vielleicht auch das der Cochenille ist, denn wir wissen ja gar nichts über die Entstehung der Karminsäure im Körper des Insekts. Die chemischen Vorgänge, die sich in diesem abspielen, und die vom farblosen Chromogen der Pflanze bis zur Karminsäure führen, sind uns derzeit vollständig verhüllt, so daß wir über einen etwaigen Zusammenhang zwischen dem Kaktorubin und der Cochenille nichts Bestimmtes sagen können[2]). Kaktorubin darf natürlich nicht mit dem bei

---

1) WALDHEIM, M. v.: Pharmazeutisches Lexikon. Wien, Pest, Leipzig. A. Hartlebens Verlag, p. 263.

2) Es sei daran erinnert, daß noch 2 andere Cocciden zum Rotfärben benutzt werden. 1. Die Kermesschildlaus *Kermes ilicis* L. auf *Quercus coccifera*. Der Farbstoff kommt als Alkermes in den Handel. 2. *Porphyrophora polonica* L. Polnische oder deutsche Cochenille. Lebt auf Wurzeln von *Scleranthus*, *Herniaria*, *Hieracium* u. a. Vielleicht entsteht an Wundflächen der erwähnten Wirtspflanzen auch ein roter Farbstoff wie bei Kakteen. Ich gedenke diesen Gegenstand im kommenden Sommer zu verfolgen und werde im bejahenden Falle darüber berichten.

Kakteen in Blüten und Sprossen vorkommenden Anthokyan verwechselt werden. Schon BUCHNER[1]) erwähnt diesen Farbstoff. Bei der Analyse des Saftes von *Mamillaria pusilla* fand er einen veränderlichen roten Farbstoff, „der nur in sehr geringer Menge vorhanden zu sein scheint und durch Alkalien gelblich wird". Ob dieser Farbstoff schon in der Pflanze ursprünglich vorhanden war oder erst nach dem Absterben entstand, ob er Anthokyan war oder etwas anderes, darüber hat sich der Verfasser nicht geäußert. Dasselbe wie BUCHNER konnte auch WITTSTEIN[2]) für den Saft der Zweige von *Cactus Opuntia* feststellen, „welcher durch Ätzalkalien gelb, durch Säuren wieder grünlich, durch Jodtinktur nicht verändert wird — kurz sich in physischer und chemischer Beziehung ebenso verhält wie der von B. j. untersuchte Saft der *Mamillaria pusilla*".

In der Arbeit WITTSTEINs (p. 14) finde ich auch die interessante Angabe „daß auf den Genuß der roten Früchte von *Cactus Opuntia* und anderen Kakteen, welche einen angenehmen säuerlichsüßen Geschmack haben und in Indien gerne gegessen werden, der Harn rotgefärbt abgeht".

Es ist leider bisher meines Wissens noch nicht untersucht worden, ob der im Urin nach dem Genuß von Kakteenfrüchten auftretende rote Farbstoff dem Cochenillerot ähnlich ist, und wenn dem so wäre, in der Färberei vielleicht ähnlich verwendet werden könnte wie der Cochenillefarbstoff selbst.

Zusammenfassung.

1. Alle untersuchten 29 Kakteen-Arten bilden mit Ausnahme von *Peireskia trinervia* an Wundflächen in den absterbenden und abgestorbenen Zellen einen ziegel- bis karminroten Farbstoff, den der Verfasser Kaktorubin nennt. Die Wundfläche muß ziemlich feucht oder naß und der Luft ausgesetzt sein, wenn der Farbstoff sich bilden soll, denn er entsteht nur bei Gegenwart von Wasser und freiem Sauerstoff.

2. Das Kaktorubin findet sich niemals in der lebenden Pflanze, sondern tritt erst in absterbenden oder toten Zellen auf. Es ist aber mit Rücksicht auf die Entstehung des roten Farbstoffs nicht gleichgültig, wie der Tod herbeigeführt wird. Der Farbstoff tritt nach etwa 2—5 Tagen auf, wenn die Zellen der Wundfläche sich

1) BUCHNER, L. A. jun.: Zur chemischen Kenntnis der Cacteen. Repertorium f. d. Pharmacie. 1836, p. 156.

2) WITTSTEIN, G. C.: Über den roten Farbstoff des *Cactus Opuntia* L. und des *Coccus Cacti*. Ebenda 1840, 72. Bd. p. 1—14

selbst überlassen bleiben, er erscheint aber nicht, wenn das Gewebe durch siedendes Wasser, durch Äther oder Benzol getötet wird. Der Umstand, daß die abgebrühten Zellen den Farbstoff nicht bilden, macht es wahrscheinlich, daß es sich hier vielleicht um einen enzymatischen Prozeß handelt. Die Farbstoffbildung wird am besten unter der Annahme erklärt, daß ein in der lebenden Pflanze vorhandenes farbloses Chromogen beim Absterben durch eine Oxydase in Kaktorubin verwandelt wird. So lange die Zelle lebt, sind Farbstoffbildner und Enzym voneinander getrennt, beim Absterben stoßen sie aufeinander und nun kann die Farbstoffbildung beginnen.

3. Das regelmäßige Auftreten von Kaktorubin an Wundflächen kann geradezu als ein charakteristisches Merkmal der Familie der Kakteen betrachtet werden. Daraus ergibt sich, wie schon so oft[1]), daß die Verwandtschaft der Pflanzen auch in ihrem Chemismus zum Ausdruck kommen kann.

4. Bekanntlich ensteht der Cochenillefarbstoff oder die Karminsäure in der Cochenille- oder Nopalschildlaus *Coccus Cacti*, die von dem farblosen Safte verschiedener Kakteen lebt. Es war naheliegend, eine Beziehung zwischen dem Kaktorubin und der Karminsäure anzunehmen. Ein Vergleich der Eigenschaften beider roten Farbstoffe ergab aber keine Gleichheit, sondern Verschiedenheit. Nichtsdestoweniger besteht aber die Möglichkeit, daß eine chemische Verwandtschaft zwischen beiden roten Farbstoffen vorhanden ist.

5. Das Kaktorubin konnte auf keine Weise zum Kristallisieren gebracht wurden. Da es überdies kaum löslich ist und nur in geringen Mengen gewonnen werden konnte, so war es vorläufig unmöglich, in das Wesen der Natur dieses neuen Farbstoffes einzudringen.

Pflanzenphysiologisches Institut der Wiener Universität.

---

1) MOLISCH, H.: Mikrochemie der Pflanze. 3. Aufl. 1923, p. 8–9

20. Gerhard Wetzel: Chromosomenstudien bei den Fagales.

(Vorläufige Mitteilung.)

(Eingegangen am 9. März 1928. Vorgetragen in der Märzsitzung.)

Im 45. Bande (1927) dieser Berichte machte ich einige Angaben über Chromosomenzahlen bei den *Fagales*. Da die Drucklegung meiner Dissertation aus äußeren Gründen sich noch einige Zeit verzögern dürfte, seien die Hauptresultate meiner Arbeit kurz zusammengestellt. Der Vollständigkeit halber möchte ich dabei auch die früher schon gebrachten Angaben über Chromosomenzahlen wiederholen. Sämtliche Zählungen wurden, mit Ausnahme von *Fagus silvatica*, *Quercus nigra* und *Quercus cerris*, für die die somatische Zahl an Schnitten durch Wurzelspitzen bestimmt wurde, in den Pollenmutterzellen während der Metaphase der heterotypen Teilung vorgenommen.

Carpinus betulus L.	x = 8
Ostrya carpinifolia Scop.	= 8
Corylus avellana L.	= 11
„ *americana* Mill.	= 11
„ *maxima* Mill.	= 11
„ *rostrata* Ait. var. *mandschurica* Regel	= 11
Betula nana L.	= 14
„ *humilis* Schrank	= 14
Alnus viridis (Chaix.) Lam.	= 14
„ *japonica* Sieb. et Zucc.	= 14
„ *glutinosa* Gaertner var. *vulgaris* . .	= 14
„ *incana* Moench	= 14
„ *rubra* Bong.	= 14
„ *cordata* (Lois) Desf.	= 14
„ *subcordata* C. A. Mey.	= 14
Fagus silvatica L.	* = 11
Castanea sativa Mill.	= 11
„ *crenata* Sieb. et Zucc.	= 11
Quercus robur L. pp. (*O. pendunculata*) . .	= 11
„ *sessilis* Ehrh. (*O. sessiliflora* Salisb.)	= 11

Quercus pontica K. Koch	. . . .	= 11
„ *Libani* Oliv.	. . . .	= 11
„ *coccinea* Wangg.	. . . .	= 11
„ *glandulifera* Blume	. . . .	= 11
„ *Dalechampii* Tenore	. . . .	= 11
„ *macranthera* Fisch. u. Mey.	. . . .	= 11
„ *Koehni* (*ilex*×*robur?*)	. . . . . .	= 11
„ *nigra* L.	. . . .	* = 11
„ *cerris* L.	. . . .	* = 11

In allen Gattungen sind die Chromosomenzahlen also konstant, ebenso in dem Tribus Betuleae und in der Familie der Fagaceen. Die Reduktionsteilung verläuft bei allen Gattungen normal und ist bei allen untersuchten Arten gleich.

Anhangsweise wurden einige Chromosomenzahlen für die Familie der Casuarinaceen bestimmt. Da Blütenknospen nicht zu erhalten waren, stellte ich die diploiden Zahlen in Wurzelspitzen fest. Und daraus konnte ich für *Casuarina stricta* Ait. mit Sicherheit, für *C. equisetifolia* Forst und *C. montana* Leschen mit hoher Wahrscheinlichkeit auf die Haploidzahl 12 schließen.

Im Laufe der cytologischen Untersuchungen wurde festgestellt, daß bei den *Fagales* in freier Natur für die Teilung der Pollenmutterzellen ein dreifacher sexueller Rhythmus besteht. Bei den drei Gattungen *Corylus*, *Betula* und *Alnus* vollzieht sich die Reduktionsteilung vom Juli bis Oktober des Jahres, das der Blüte vorangeht. Ende Oktober ist die Pollenbildung abgeschlossen, und die Pollenkörner verbleiben in Winterruhe bis Februar/Juni. Von diesem Rhythmus weicht bei uns *Alnus maritima* (Marsh.) Nutt. (*A. oblongata* Regel) insofern ab, als dieser Baum sofort nach der Reduktionsteilung bzw. Pollenbildung im Oktober ohne Ruhe in Blüte geht. Am frühesten, schon anfangs Juli, beginnt die polare *Betula nana* mit der Reduktionsteilung in den P. M. Z.; die Blüte erfolgt erst im Mai/Juni; zwischen Pollenbildung und Blüte liegt also eine Zeitspanne von über 10 Monaten. Diesen Typus möchte ich als den Typus der circumpolaren Rhythmik bezeichnen.

Carpinus, *Ostrya*, *Fagus* und *Quercus* haben in der Rhythmik von Reduktionsteilung und Blüte eine ähnliche Gleichförmigkeit untereinander wie die kurz skizzierte circumpolare Gruppe. Die Reduktionsteilung tritt Ende März bis Mai des Blütejahres ein, und in kurzen Intervallen erfolgt die Blüte. Wohl werden schon im Spätsommer die ♂-Blüten angelegt, aber die Teilungen in den Pollenmutterzellen erfolgen erst im Blütejahr. In Winterruhe ver-

harren die P. M. Z. also im Stadium des Ruhekernes bzw. in einem früheren embryonalen Stadium. Diesen Typus möchte ich als den mitteleuropäischen bezeichnen. Unsere hiesigen *Castanea*-Arten weichen von diesem mitteleuropäischen Typus insofern ab, als sie erst Ende Juni, anfangs Juli mit den Reduktionsteilungen in ihren P. M. Z. beginnen und dann bald, nach ca. 20 Tagen, zu stäuben anfangen. Diesen Typus möchte ich den mediterranen nennen.

Alle Beobachtungen über die sexuelle Rhythmik von Reduktionsteilung und Blüte sind in dem Botanischen Garten zu Berlin-Dahlem gemacht.

Kiel, Botanisches Institut der Universität, im März 1928.

Sitzung vom 27. April 1928.

Vorsitzender: Herr L. DIELS.

Der Vorsitzende macht Mitteilung davon, daß unser Mitglied Herr

Dr. **Karl Giesenhagen,**

Geh. Regierungsrat, o. Professor, Vorstand des Botanischen Institutes der Tierärztlichen Fakultät und des Botanischen Institutes der Technischen Hochschule in **München,** am 7. April d. J. im Alter von 68 Jahren gestorben ist.

Die Anwesenden erheben sich zu Ehren des Entschlafenen von ihren Plätzen.

Als neue Mitglieder werden vorgeschlagen:

Beatus, Richard, cand. rer. nat. aus **Ulm,** z. Zt. in **Tübingen,** Marktgasse 10 (durch E. LEHMANN und J. SCHWEMMLE),

Dibbelt, Dr. **Otto,** Studienrat in **Kolberg** (Ostsee), Wallstr. 55 (durch E. LEICK und S. LANGE),

Fuhrmann, Dr. **Franz,** o. ö. Professor an der Technischen Hochschule (Botan. Institut) in **Graz,** Rechbauerstr. 12, II (durch K. FRITSCH und F. J. WIDDER),

Heubült, Jan, cand. rer. nat. in **Münster i. W.,** Botanisches Institut (durch W. BENECKE und W. MEVIUS),

Höppner, Hans, Realschullehrer in **Krefeld,** Westwall 60, I (durch P. GRAEBNER jun. und H. ANDRES),

Katz, N. J., Assistent an der Universität in **Moskau 10,** 1 Mestschanskaja 28, Botanischer Garten (durch K. MEYER und A. SHADOWSKY).

Stolley, Frl. Dr. **Irmgard,** Assistentin am Botanischen Institut der Universität in **Freiburg i. B.,** Karlstr. 54 (durch F. OLTMANNS und F. RAWITSCHER).

Zu ordentlichen Mitgliedern werden ernannt:

Kleinhoonte, Frl. **A.,** in **Delft** (Holland).

Schwartz, Dr. **Oskar,** in **Hamburg.**

Herr J. GRÜSS legte eine Anzahl mikrophotographischer Aufnahmen vor, deren Objekte die Kokken *C. phylloseptícus* und *C. zymophylloseptícus* waren. Diese verursachten die Blattfäule der *Nymphaea alba* im Teufelssee an den Müggelbergen. Eine Mitteilung über diese Infektionskrankheit hat der Vortragende schon früher in den Ber. der Deutsch. Bot. Ges. Bd. XLV, H. 7, gebracht. Die Photogramme gaben die Kokken in Reinkultur bei 2000facher Vergrößerung wieder, ferner ihre koinzidente Einwirkung auf nicht verholzte Zellwände. Außerdem zeigte der Vortragende mehrere Abbildungen devonischer Algen vor *(Hormosporites devonicus* und *Nematorites oscillatoriaeformis)* und außerdem 8 Arten von Diatomeen, die er in einem devonischen Kohlenschiefer der Bäreninsel aufgefunden hatte.

Der Vorsitzende gibt bekannt, daß unser Mitglied Herr E. G. PRINGSHEIM um Veröffentlichung folgender von ihm verfaßten Mitteilungen über **Algen-Reinkulturen** gebeten hat:

Schon seit langem gibt es Sammlungen lebender Bakterien und Pilze, welche zu dem Zweck erhalten werden, sie bei Bedarf für wissenschaftliche Arbeiten zu verwenden und auch an andere Forscher abzugeben. Der Vorteil besteht nicht nur in der Zeitersparnis, sondern vor allem auch darin, daß bestimmte Stämme mit Eigenschaften, welche nicht alle morphologisch gleichen Formen aufweisen, erhalten werden und jederzeit zum Vergleich zur Verfügung stehen.

Etwas ähnliches gibt es bisher für Algen nicht. Wenn auch hier und da Algenreinkulturen vereinzelt gehalten werden, so besteht meines Wissens nur eine größere Sammlung, aus der Stämme, wie es scheint, nicht abgegeben werden. Die von meinen Mitarbeitern V. CZURDA und F. MAINX, sowie von mir zusammengebrachte Sammlung ist zwar bisher noch wenig umfangreich; sie enthält dafür aber Vertreter von Familien, die bisher von anderer Seite noch nicht isoliert worden sind. Auch erfreuten wir uns bei der Bestimmung der tätigen Mitarbeit des Herrn Kollegen A. PASCHER. Daher geben wir uns der Hoffnung hin, daß es manchen Fachgenossen willkommen sein wird, solche Kulturen von uns zu beziehen. Wir wollen sie in Zukunft gegen Erstattung der Unkosten in Höhe von RM. 2,— für die Kultur abgeben. Auch ein Austausch gegen Arten, welche in unserer Sammlung bisher nicht vertreten sind, ist willkommen. Es müssen aber bakterienfreie Algenreinkulturen in gleicher Anzahl und mit zu-

verlässiger Bestimmung eingesandt werden, für die der Übersender die Verantwortung übernimmt.

Im allgemeinen ist ein Normalalgenagar oder eine nach Art der BENECKEschen zusammengesetzte Nährlösung für die Weiterzucht geeignet. Der Sicherheit wegen wollen wir jeder Kultur ein unbeimpftes Agarröhrchen beigeben, in das wir nach Empfang sogleich überzuimpfen bitten. Dadurch wird erreicht, daß der Empfänger sich von der guten Beschaffenheit der Kultur überzeugt, und daß das Überimpfen nicht hinausgeschoben wird, bis der Agar hergestellt ist. Die Kulturen sind vor direkter Besonnung geschützt, aber bei guter Beleuchtung, am besten unmittelbar an einem Nordfenster, unterzubringen.

Als Nährlösung empfehle ich: KNO_3 0,05%, KH_2PO_4 0,005%, $MgSO_4 + 7\ H_2O$ 0,002%, Fe_2Cl_6 0,0001%. Besondere Sorgfalt ist der Reinheit der Gefäße, welche am besten aus Jenaer Glas sein sollen, und des Wassers, welches aus Glaskühlern destilliert sein muß, zuzuwenden. Zur Destillation bewährt sich besonders der von FITTING (1927, S. 433 ff.) angegebene Apparat. Für Algenagar wird der obigen Lösung 1,5% guten Stangenagars zugesetzt, welcher zuvor mehrere Tage in fließendem Wasser gewaschen worden ist. Ein Filtrieren ist nicht nötig. Es genügt, nach dem Kochen im Autoklav die ungelösten Teile absitzen zu lassen. Unbedingt zu vermeiden ist das Hineintropfen von Kondenswasser aus dem Sterilisierapparat.

Einige Arten, wie *Coccomyxa simplex*, *Scenedesmus*, *Chlorella*, *Stichococcus*, *Hormidium*, wachsen besonders gut in einem Agar mit auf $^1/_{20}$ verdünnter Bierwürze, welche für die farblosen *Prototheca* unerläßlich ist, aber durch Malzextrakt ersetzt werden kann. Andere, wie *Polytoma*, brauchen besondere Nährböden. Hier ist die Literatur zu vergleichen.

Wir bitten die Fachgenossen, uns mit geeignetem Material zu versorgen, damit wir die Sammlung erweitern können. Es kann sich dabei natürlich nur um leicht züchtbare Arten handeln. Doch sind wir für jede Hilfe und Anregung dankbar.

Verzeichnis der Algenreinkulturen.

(Isoliert von P. = Prof. PRINGSHEIM, Cz. = Dr. CZURDA, M. = Dr. MAINX.)

I. Chrysomonadinae.

Synura uvella Ehrenb., M. (in Erdabkochung).

II. Heterocontae.

Heterococcus flavescens Chodat. M.

III. Volvocales.

Chlamydomonas agloëformis Pascher, M.,
Chlamydomonas dorsoventralis Pascher, M.,
Chlamydomonas gyrus Pascher, P.,
Chlamydomonas pseudagloë, P.,
Chlamydomonas subasymmetrica Pascher, M..
Chlamydomonas umbonata Pascher, M.,
Chlorogonium elongatum Dangeard, P.,
Chlorogonium euchlorum Ehrenb. (3 Stämme), M., Prof. KNIEP,
Gonium pectorale Müller, P.,
Haematococcus pluvialis Flotow em. Wille, P., M. (3 Stämme),
Polytoma uvella Ehrenb., M. (PRINGSHEIM 1921).

IV. Protococcales.

Asterococcus superbus Scherffel, M.,
Chlorella vulgaris Beyerinck (2 Stämme der Sammelgattung), P.,
„ *asymmetrica* Mainx, P.,
Chlorococcum humicolum (Naeg.) Rabenhorst, P.,
„ *infusionum* (Schrank) Menegh. (2 Stämme), M.,
Coccomyxa simplex (E. G. Pringsheim) Mainx, P.,
Eremosphaera viridis de Bary, M.,
Prototheca Zopfii Krüger, P.,
Scenedesmus bijugatus (Turp.) Kütz., P.,

V. Ulotrichales und Oedogoniales.

Hormidium nitens Menegh., P.,
Stichococcus bacillaris Näg., P.,
„ *mirabilis* Lagerh., P.

VI. Conjugatae.

Mesotaenium caldariorum (Lagerh.) Hansg., Cz.,
Cosmarium Botrytis Menegh., Cz.,
Cosmarium impressulum Elfv., Cz.,
Closterium acerosum (Schrank) Ehrenb., Cz.,
Spirogyra varians (Hass.) Kütz., Cz.,
Spirogyra mirabilis (Hass.) Kütz., Cz.,
Spirogyra tenuissima (Hass.) Kütz., Cz. (in der Kultur bisher nie fruktifizierend; Spezies daher nicht sicher bestimmt),
Spirogyra sp. (No. 8), Cz.,
Zygnema peliosporum Wittrock, Cz.,
Zygnema sp. (No. 1), Cz.

VII. Eugleninae.

Astasia ocellata Khawkine, P., M. (PRINGSHEIM 1921),
Colacium vesiculosum Ehrenb., M. (2 Stämme),
Euglena gracilis Klebs, P., M., Prof. SENN (3 Stämme),
Euglena pisciformis Klebs, M. (2 Stämme),
Euglena minima Francé, M.,
Euglena reticulata Mainx, M.,
Euglena anabaena Mainx, M. (2 Stämme),
Euglena velata Klebs, M.,
Euglena mucifera Mainx, M.,
Euglena viridis Ehrenb., M. (2 Stämme),
Euglena stellata Mainx, M.,
Euglena deses Ehrenb., M.,
Phacus pleuronectes (O. F. M.) Duj., M.

Literatur.

BENECKE, W., Über Kulturbedingungen einiger Algen. Bot. Ztg. 56, 83 (1898).
CHODAT, R., Monographie d'algues en culture pure.
CZURDA, V., Die Reinkultur von Conjugaten. Arch. f. Prot.-Kunde 53, 215 (1926).
FITTING, H., Untersuchungen über Chemodinese bei *Vallisneria*. Jahrb. f. wiss. Bot. 67, 427 (1927).
KOSTKA, G., Prakt. Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen. Mikrokosmos.
KÜSTER, E., Kultur der Mikroorganismen. Leipzig-Berlin 1921.
MAINX, F., Beiträge zur Morphologie u. Physiologie d. Eugleninen I u. II. Arch. f. Prot.-Kunde 60, 305 u. 355 (1927).
—, —, Einige neue Chlorophyceen. (Arch. f. Prot.-Kunde 63.)
PASCHER, A., Volvocales, Süßwasserflora, Heft 4. Jena (1927).
PRINGSHEIM, E. G., Kultur der Desmidiaceen. Ber. d. D. Bot. Ges. 36, 482 (1919).
—, —, Algenkultur. ABDERHALDENs Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. XI, Heft 2, S. 377 (1921).
—, —, Zur Physiologie saprophytischer Flagellaten. Beitr. z. allgem. Bot. 2, 88 (1921).
—, —, Kulturversuche mit chlorophyllführenden Mikroorganismen. V. Mitt. Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, 14, 283 (1926).

Mitteilungen.

21. F. Tobler: Zur Kenntnis der Flechtensymbiose und ihrer Entwicklung[1]).

I. Beobachtungen und Versuche an *Baeomyces roseus*.

(Mit Tafel IV und 7 Abb. im Text)

1. Vorbemerkungen.

Durch meine früheren Untersuchungen habe ich gezeigt, daß das Verhältnis zwischen Pilz und Alge in den Flechten als eine Symbiose im typischen Sinne anzusehen ist. Und ebenso glaubte ich nachgewiesen zu haben, daß diese Symbiose etwas spezifisch Neues insofern bildet und vorstellt, als sich dabei gestaltliche und Stoffwechselerscheinungen zeigen, die ohne das Zusammentreffen der beiden Organismen nicht vorzukommen pflegen. In früheren Untersuchungen hatte ich (1909 u. 1925) an *Xanthoria parietina* die Stoffwechselbesonderheiten nachgewiesen, doch war bei diesem Objekt der Versuch, auch der gestaltlichen Besonderheit nahezukommen, nicht sehr aussichtsreich. Denn einerseits erwies sich das Wachstum der Thalli von *Xanthoria* in den Kulturen als recht schwach, und andererseits kommt diese Flechte in der Natur wohl niemals in jenem Zustande vor, den ich als den des „gestörten Gleichgewichts“ bezeichnen muß. Sie erscheint zwar, worauf ich (1924) die Aufmerksamkeit auch schon lenkte, in nicht unerheblich schwankender Intensität ihrer Färbung (d. h. Menge des spezifischen Stoffwechselerzeugnisses). Aber sie ist aus ihren beiden Teilen so fest verschmolzen und zum typisch-symbiotischen Organismus geworden, daß ein Überwiegen des einen Anteils über den anderen sich nur selten einstellt und bemerkbar macht, weil in solchen Fällen die Flechte wohl zugrunde geht.

---

1) Die in der 1. Mitteilung niedergelegten Beobachtungen sind bereits in der Märzsitzung 1927 der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Ortsgruppe Dresden, vorgetragen, erweitert auch auf der Generalversammlung in Braunschweig vorgebracht worden. Doch wurde mir die Veröffentlichung der dazugehörigen farbigen Abbildungen erst durch die Bewilligung einer Unterstützung von seiten der Notgemeinschaft der deutschen Wissenschaft ermöglicht, wofür ich auch an dieser Stelle meinen Dank ausspreche. — Die 2. Mitteilung ist in der Januarsitzung der Gesellschaft in Dresden vorgetragen worden.

Daß es aber an anderen Stellen des Flechtenreichs Objekte gibt, die gleichsam noch weniger fest zusammengeschlossen, auch in der Natur mit gestörtem Gleichgewicht, d. h. deutlicher Bevorzugung eines der beiden Anteile der Flechte, in Erscheinung treten, habe ich (1911) andeutungsweise schon einmal gezeigt. Es sind das die Cladonien und ihr Verwandtschaftskreis, eine Gruppe von offenbar weniger fester Gestaltung als Flechte, und daher einer gewissen Verschiebbarkeit in der Größe des Anteils der Komponenten. Unter diesen läßt sich nun wieder auch in der typisch entwickelten Form schon eine Gattung herausheben, die für einen nicht unerheblichen Teil ihres Flechtenkörpers gewöhnlich die Alge ausschließt, daher sich in hervorragendem Maße für meine Beobachtungen als geeignet erweist. Es ist das die Gattung *Baeomyces*, deren gewöhnliche deutsche Art *B. roseus* zunächst den nun unternommenen ausgedehnten Versuchsreihen ein glänzendes Objekt liefert.

2. Gegenstand der Versuche.

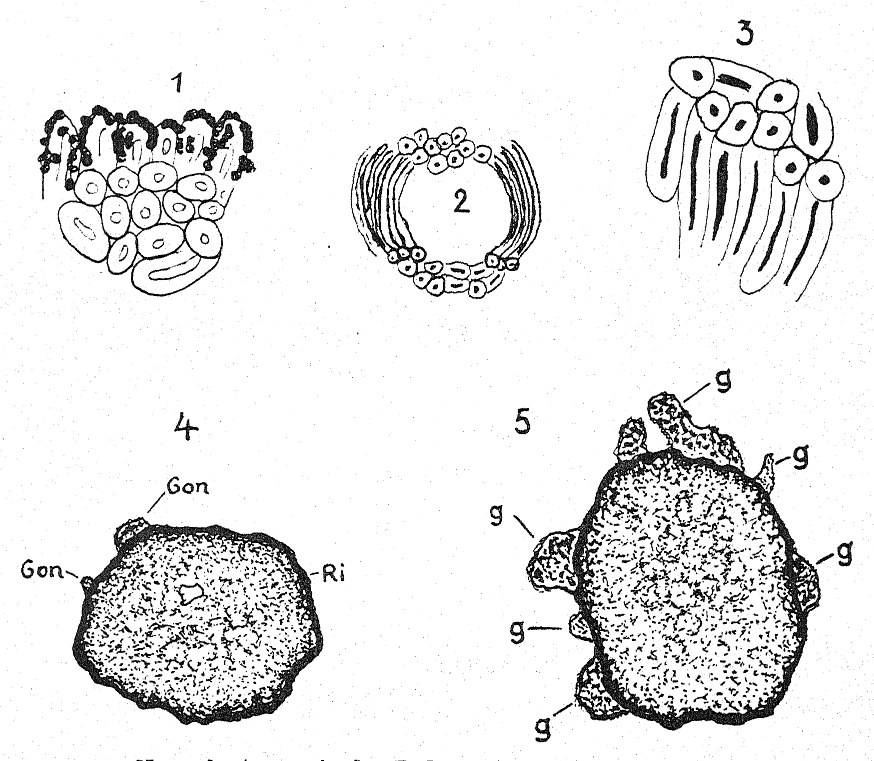
Baeomyces roseus hat ein weißlich-grünes, körnig-krustiges Lager, selten bildet er kleine Schüppchen, ähnlich *Cladonia*, aus, meist sind es stecknadelkopfgroße Körnchen, die vergrößert wie kleine Kohlköpfe aussehen. Auch der Bau dieses Lagers ist ein primitiver, eine Rindenbildung unterbleibt, Hyphen der Markschicht dringen in die erdige Unterlage ein wenig ein. Die Gestalt der Thallusteilchen bringt es mit sich, daß eine lebhafte Vermehrung durch kleine Brocken stattfindet, wie sie besonders wohl in der trockenen Jahreszeit sich leicht als Staub verbreiten. Da diese Flechte im allgemeinen auf der nackten Erde (Sandboden bevorzugt) lebt, so ist der Wettbewerb mit anderen Organismen oft gering, wobei zweifellos der Umstand mitspricht, daß die Flechte, wie so viele andere ihresgleichen, ihre Hauptwachstumszeit im Winter besitzt, wo wenig andere Organismen sich auszubreiten vermögen. Was diese Flechte nun für meine Beobachtungen besonders wertvoll macht, ist die Tatsache, daß der Stiel des Apotheziums als der umfangreichste Teil der ganzen Bildung im wesentlichen von Gonidien frei ist (Tafel IV Fig. 1). Gerade in den Fällen, wo die Entwicklung des ganzen Flechtenkörpers besonders kräftig wird, wird auch der Stiel außerordentlich üppig und behält durchaus einen verhältnismäßig großen Anteil an der Gesamtentwicklung bei. Das ist z. B. so in jenen umfangreichen prachtvollen Vegetationen des *Baeomyces roseus*, die ich seit nun 2 Jahren als Grundlage für meine Versuche benutze. Sie sind an einem 2—3 m hohen ziemlich steilen Schräghang auf

nacktem Boden am Rande einer alten Straße bei Hahnenklee im Harz gelegen. Sie bieten eine Üppigkeit und Einheitlichkeit der Entwicklung auf mehrere Quadratmeter großen Flächen, wie ich sie nirgends nachweisbar wieder gefunden habe. Demgegenüber stehen sowohl an Ausdehnung wie an Größe der einzelnen Exemplare die mir sonst bekannten Vegetationen, z. B. in der Dresdner Heide, weit zurück. Bei längere Zeit fortgesetzter Beobachtung einer derartigen Vegetation an ungestörten und genau bezeichneten Stellen läßt sich allmählich ein reizvoller Einblick in die gesamte Lebensgeschichte dieses Organismus gewinnen. Doch soll hierauf zunächst noch nicht eingegangen werden. Vorweggenommen sei nur die Angabe, daß die ersten jungen Apothezien mit dem Beginn der feuchten Jahreszeit (September/Oktober) sich zu zeigen beginnen. Das kleine rundliche rosa Köpfchen erscheint zunächst sitzend, der Stiel streckt sich in 1—2 Monaten, und das Köpfchen nimmt währenddessen und später noch an Umfang zu. In der Natur erreicht es den Abschluß seines Wachstums zunächst in der Mitte des Winters. (Es scheint mir von den mir bekannten Standorten dabei auffallend, wie wenig reife Sporen gebildet werden.) Nicht bekannt scheint es zu sein, daß die alten Apothezien sich teilweise (aber nur teilweise!) bis durch den Sommer erhalten und später mit neuer Feuchtigkeit des Standorts wieder auswachsen können (vgl. Tafel IV Fig. 2a).

Es war nicht sehr schwer, Material aus diesen üppigen Beständen auch nach Dresden zu verpflanzen, wo ich, in Schalen und zum Teil unter Glasglocken, Kulturen davon längere Zeit fortsetzen kann. Was für diese sich als nötig erweist, ist viel weniger schwierig zu erreichen, als man meist bisher glaubte. Das wesentliche für die Kultur der Flechten in Gärten ist genügende Luftfeuchtigkeit bei bewegter und nicht zu warmer Luft. In solchen Kulturen erreichen die Köpfchen auch abnorme Größe, wie ich sie in der Natur nie gesehen habe (bis zu 8 mm Durchmesser).

Als Merkmal der Gattung *Baeomyces* mit Ausnahme einer Sektion, die Vainio (1921) abgegrenzt hat und auf deren Bedeutung an anderer Stelle noch einzugehen ist (s. S. 229), gilt, wie erwähnt, das Fehlen der Gonidien im Stiel des Apotheziums. Bei dem *Cladonia*stielchen ist bekanntermaßen und, wie man zu sagen pflegt, nachträglich eine Beteiligung der Gonidien im Stiel zu beobachten. Wie das Zustandekommen im einzelnen dort auch sein mag (vielleicht ist es nicht in jedem Falle dasselbe), stets haben wir am fertigen Stielchen teils eine äußerliche, teils auch eine eingesenkte Gonidienmasse zu beobachten. Die Stielchen sind daher graugrün

oder grün, die von *Baeomyces* dagegen meist weiß. Die normale Anatomie erhellt aus Textabb. 1—5. Eine Ausnahme für die Färbung macht gelegentlich der Grund des Stielchens. Doch zeigt anatomische Untersuchung, daß die Gonidienklümpchen dann



Normale Anatomie des Podetiums von *Baeomyces roseus*.

Abb. 1. „Rinde“, dahinter in der Stielrichtung verlaufende Hyphen im Querschnitt. 800 mal.

Abb. 2. Umgebung eines Hohlraums im Stielchen, Hyphen längs und quer durchschnitten. 500 mal.

Abb. 3. Teil von Abb. 2. 800 mal.

Abb. 4 und 5. Querschnitte durch ein Stielchen nahe dem Grunde, mit äußerlich anhaftenden Gonidienklümpchen. Keine Einsenkung! 40 mal. (G = Gonidien R = Rinde.)

auch nur äußerlich anhaften (Textabb. 4 u. 5). Beachtenswert ist es, daß die Erzeugung des für das Apothezium bei *Baeomyces* bezeichnenden rosa Farbstoffes gelegentlich auch auf das Stielchen übergreift, ja daß auch nicht schlauchbildende, knäulige Teilchen des Thallus, unter mir noch nicht näher bekannten Umständen,

die Bildung dieses Farbstoffes zeigen. Man könnte hierin auch schon ein Anzeichen für das normalerweise an Menge überwiegende Auftreten des Pilzes im Körper der Flechte sehen (s. S. 221).

Nun lehrt aber schon die Beobachtung der Standortsunterschiede auf kleinstem Raum, also die Betrachtung der Exemplare, die teils in Erdspalten, teils hinter Steinchen, teils an schrägem Hang, teils auf Ebene in einem größeren Rasen sich vorfinden, daß auch bei diesem Organismus von außenher das Stielchen wenigstens am Grunde mit Gonidien besiedelt wird. Voraussetzung dafür ist allerdings eine gewisse Feuchtigkeit und meist auch eine derartige Stellung der Stielchenbasis, daß Gonidien oder Thallusstückchen aus der Nachbarschaft von obenher auf sie herunterfallen oder geschwemmt werden. So ist es wohl der Fall gewesen bei den Objekten, wie sie die Abbildung Tafel IV Fig. 3 zeigt, mit zufällig entstandener horizontaler Stellung des Podetiums, und solchen, bei denen am Grunde des Stielchens kleine mit Gonidien versehene Klümpchen oder Auswüchse erkennbar werden (Tafel IV Fig. 2). In trockener Jahreszeit gehen die Stielchen vielfach zugrunde und mit ihnen diese Anhängsel, selbst dann aber, wenn die Stielchen ausnahmsweise erhalten bleiben, erhalten sich diese Anhängsel wohl nicht. Das hat seinen Grund darin, daß sie im allgemeinen nur lose mit dem Stielchen verbunden sind, nicht eigentlich eingesenkt werden, und das um so deutlicher, je weiter sie vom Grunde entfernt sind.

Es sind mir als Ursachen für das Auftreten einer solchen Erscheinung, die ich als das Heraufkriechen der Gonidien im Stiel bezeichnen möchte, verschiedene Faktoren bekannt: 1. Die erwähnte besondere Stellung des Stielchens, bei der es sich aber schon deshalb nur um den Grund des Stielchens handeln kann, weil ja, wie ich (1927) vorläufig mitteilte, aber in einer späteren Arbeit ausführlicher zeigen werde, ein ausgesprochener Phototropismus, ähnlich wie bei Cladonien, vorkommt. Nur in den Ausnahmefällen, daß durch Lageveränderung eines nicht mehr wachstumsfähigen Stielchens die für das Heraufkriechen günstige Stellung herbeigeführt wird (wie in Tafel IV Fig. 3), kann auch ein älteres nachträglich noch besiedelt werden. — 2. Genügende Feuchtigkeit wirkt ähnlich oder mit 1. zusammen. Sie erleichtert das Heraufkriechen, weil sie das Wuchern der Algen im Thallus herbeiführt. — 3. Es ist aber auch noch der Zustand des Stielchens in anderer Weise unter Umständen Anlaß zu der Erscheinung: Wenn ein Stielchen seines Köpfchens beraubt

wird, unterliegt es einer derartigen Besiedlung durch Gonidien an seiner Oberfläche weit leichter. Das läßt sich schon in der Natur gelegentlich beobachten, erhellt aber ganz offensichtlich auch aus später anzuführenden Versuchen. In diesem Falle tritt allerdings dann ein ganz anderes Verhältnis zwischen den Hyphen des Stielchens und den von außen kommenden Gonidien ein. Es stellt sich viel sicherer und viel schneller als in anderen Fällen eine wesentliche und bleibende Verbindung der beiden Flechten-Komponenten auch in diesem Punkt her. Es ist dann die Verbindung in der Weise zu finden, wie sie bei der Gattung *Cladonia* Regel geworden ist. Auf nähere Gründe dieser Erscheinung und Folgerungen daraus wird im folgenden eingegangen.

3. Versuche.

I. Auf Grund der zuletzt erwähnten Beobachtung begann ich nunmehr vor 2 Jahren planmäßig Versuche mit geköpften Apothezienstielen in verschiedener Form. Solche Versuche wurden teilweise an den oben erwähnten Standorten im Harz, teilweise (immer nur als Vergleich) an den Kulturen in Dresden ausgeführt. Das Abschneiden der Köpfchen ist mit entsprechend feinen Instrumenten, z. B. einer kleinen mit schmaler sichelförmiger Schneide versehenen Nadel oder sehr kleinen Schere an langem Stiel, am bequemsten dann auszuführen, wenn die Stielchen nicht allzu feucht sind, also etwa in der Sonne oder mit sonstiger Abtrocknung. Man kann dann ohne Schwierigkeit auch den Grad des Köpfens regeln, den Kopf nur teilweise oder auch einen Teil des Stielchens mit ihm entfernen. Die Haltbarkeit derartiger Versuche ist eine weitgehende, sofern für genügende Feuchtigkeit gesorgt wird. Die angeschnittenen Stielchen leiden mehr unter ihrem Mangel als die unverletzten. Sie können bei zu großer Trockenheit rasch und unwiederbringlich zusammenfallen und zugrunde gehen. Im Sommer besteht bei feucht gehaltenen Kulturen, abseits vom natürlichen Standort, die Gefahr des Verschimmelns, auch diese ist für die verletzten Teile größer als für die unverletzten.

Der Erfolg der vorgenommenen vollständigen Entfernung des Apotheziums ist verschieden, je nachdem ob es sich um ausgewachsene oder noch jugendliche Gebilde handelt. Gemeinsam ist in beiden Fällen die schon erwähnte und zu den Versuchen anregende Erscheinung, daß nunmehr auch bei sonst dafür ungünstig gestalteten Stielchen die Gonidien heraufzukriechen beginnen. Es bildet sich, wie die Abbildungen (Tafel IV Fig. 4) zeigen, ein allmählich nach oben fortschreitender, aber immer aus Klümpchen

deutlich zusammengesetzter und nicht lückenloser Mantel von grünen Körnchen auf der Oberfläche des Stielchens aus. Ist das Stielchen bereits ausgewachsen gewesen, so behält der Mantel zunächst eine dichtere Gestalt, dann aber wird auch er lückenhaft, weil das Stielchen in erneutes Wachstum eintritt. Ist das Stielchen noch nicht ausgewachsen, so setzt sich das Wachstum gleichfalls dann fort, wenn die Besiedelung durch Gonidien am Fuße sichtbar geworden ist. Mit dem einsetzenden Wachstum des Stielchens bekommen die Gonidien-Klümpchen sozusagen neuen Zuschuß an Pilzhyphen und erhalten dementsprechend auch hellere Färbung. Während dieser Entwicklung ist an der Abschnittstelle oben nur wenig von Veränderung zu sehen. Auch in feuchterer Luft trocknet der Rand mehr oder weniger ein, und die etwas vertiefte Oberfläche des im Inneren mehr oder weniger hohlen Stieles bekommt ein festeres (trockneres) Gefüge. Über das anatomische Verhalten wird weiter unten zu reden sein.

II. Wenn nun bei ähnlichen Versuchen das Köpfchen nur teilweise entfernt wurde, so war an den Anschnittstellen eine Erhaltung des Köpfchenrestes und eine gewisse Abrundung unter schwachem Wachstum ohne weiteres bemerkbar (Tafel IV Fig. 5). Doch war dieses Wachstum kein Aussprossen mit Luftmyzel, sondern es bildete sich ein festeres Geflecht, das auch in der Farbstoffbildung fortfuhr (Tafel IV Fig. 2b). Bei längerer Erhaltung dieses Zustandes konnte sich ein zwar mißgestaltetes, aber sonst dem normalen ähnelndes Köpfchen ausbilden, ja auch eine weitere Aussprossung mit Apothezium erfolgen. Es entsteht dann ein Bild, das fortwachsenden Cladonien-Fruchtständen entspricht.

III. Nachdem die natürliche oder selbsttätige Besiedlung des Stielchens mit Gonidien vom Grunde her beobachtet war, wurde in einer weiteren Reihe der Versuch unternommen, die Anschnittstellen selbst mit Gonidien zu versehen. Es geschah das bei den Versuchen am Standort so, daß ein feines Pulver von trockenen Thallusteilen über die Anschnittstellen verstreut oder mit Nadeln auf sie aufgebracht wurde. Die Luftfeuchtigkeit genügte dann unter günstigen Umständen, um die Festheftung und die Weiterentwicklung dieser Teilchen auf der neuen Unterlage möglich zu machen. Es bestand Klarheit darüber, daß hierbei Flechtenthallusteile und nicht nur Gonidien aufgebracht wurden. Der Erfolg dieser Bemühungen wurde in der Kultur ebenso erreicht, wenn mit der Nadelspitze kleinste Thallusteilchen oder auch Aufschwemmungen mehr oder weniger reiner Gonidien Verwendung finden. In beiden Fällen begann sich auch auf den Schnitt-

flächen nach kurzer Zeit ein lebhaftes Wachstum des Stielchens einzustellen (Tafel IV Fig. 5—7). Dieses bezog sich nicht allein auf die Festhaltung und Umwucherung der fremden Teilchen, die dann allmählich in eins mit den Stielchen verschmolzen, sondern auch auf das Weiterwachsen der Schnittflächenränder und etwa noch vorhandener Köpfchenteile. Als ein besonders deutlicher Fall sei der erwähnt, daß in die muldenförmige Vertiefung auf der Anschnittstelle ein ganzes Thallusschüppchen von flach kuchenförmiger Gestalt aufgebracht wurde. Es entwickelte sich dort lebhaft und zeigte wiederum ein besonderes Hervortreten des Wachstums der Hyphen, nahm daher weißlichere Farbe an und wuchs derart auf der neuen Unterlage fest (Tafel IV Fig. 7).

IV. Als eine besondere weitere und wesentliche Folge der Verbindung zwischen zunächst reinen Pilzen und künstlich nachträglich mit Gonidien versehenen Teilen des Flechtenthallus ist aber auch zu erkennen, daß derartige neu in Wachstum eintretende Stielchen nunmehr die phototropische Reizbarkeit und Reaktion wieder zu zeigen vermögen (Tafel IV Fig. 8); während, wie oben erwähnt, von einer gewissen Größe an die Stielchen jene Reaktionsfähigkeit bei eintretender Veränderung ihrer Lage nicht mehr besitzen, werden sie, in den Besitz von Gonidien gebracht, wieder damit versehen.

Es bleibt noch übrig zu erwähnen, in welcher Weise anatomisch die Verbindung zwischen den Pilzhyphen des Stieles und den unter besonderen Umständen damit in Verbindung gebrachten Thallusteilen oder Gonidienhäufchen sich vollzieht. In deutlicher Stufenfolge (vgl. Textabb. 6 u. 7) ist zu bemerken, daß es dabei zu einer wirklichen Einsenkung in das Hyphengeflecht des Stielchens und damit zu einer bleibenden innerlichen Verbindung kommt. Es entsteht ein Bild, das durchaus dem der späteren Zustände eines mit Gonidien versehenen Cladonien-Stielchens entspricht, eine Eigentümlichkeit, die bisher nicht als Charakter des *Baeomyces roseus* zu gelten pflegt. Der Vorgang darf durchaus so vorgestellt werden, wie er von KRABBE (1891, S. 115 f.) für Cladonien geschildert wurde und im wesentlichen die bekannte Grünfärbung aller Stielchen in dieser Gattung bedingt.

Die Folgerungen aus den geschilderten Beobachtungen und Versuchen, die fortgesetzt werden, zu ziehen, ist leicht. *Baeomyces roseus* hat in einem umfangreichen Teil seines Körpers normalerweise reinen Pilzcharakter und nimmt nur unter besonderen Umständen in diesen Teil auch Gonidien auf. Er kann das in einer Weise tun, wie es für die verwandte Gattung *Cladonia* als Lebens-

erscheinung typisch ist. Gegenüber der sonst in diesem Teil herrschenden Selbständigkeit eines wenn auch begrenzten Wachstums des Pilzes allein bewährt sich dann die Möglichkeit der Nutzung einer Symbiose mit der gewohnten Alge. Und diese

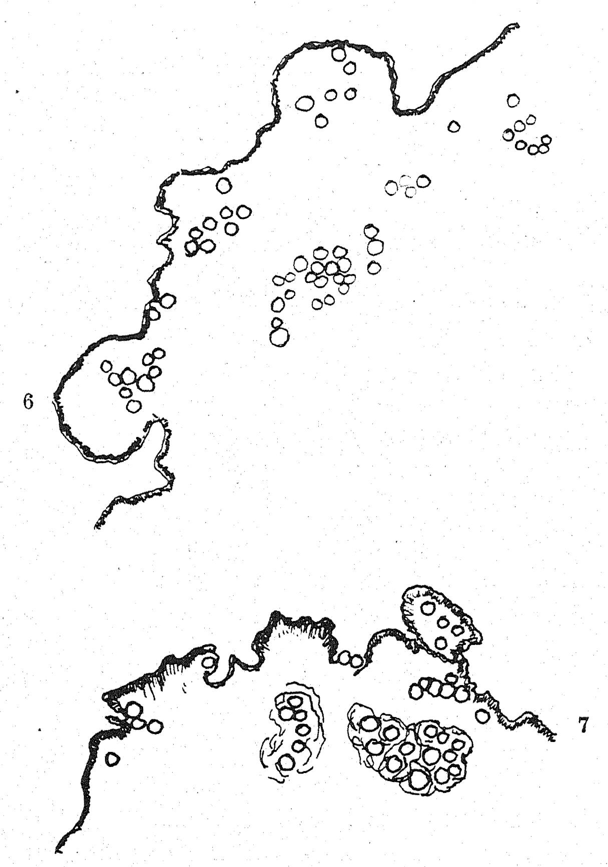


Abb. 6 und 7. Beginn einer Einsenkung von Gonidien an einem des Köpfchens beraubten Podetium von *Baeomyces roseus*. 180 mal.

Symbiose bringt ein neues ungewöhnlich gesteigertes und gestaltlich bemerkenswertes Wachstum hervor. Zunahme des Flechtenkörpers und Wiedereintritt einer phototropischen Reaktionsfähigkeit sind die Folgen äußerer Art, enge Verbindung im Inneren, spezifisch flechtenmäßige Einordnung der Algen an ungewohnter Stelle diejenigen innerer Art. Der Symbiose der beiden

Organismen kommt also auch hier ein im natürlichen Art-Charakter nicht liegender morphologischer und physiologischer Erfolg zu. Es ist beachtenswert, daß gerade eine Flechte wie *Baeomyces roseus*, die noch nicht zu einer so weitgehenden Lebensgemeinschaft wie *Cladonia* geschritten ist, unter besonderen Umständen und im Experiment auf ihrem Wege sichtbar weiterschreitet.

Dresden, Frühjahr 1927, Bot. Inst. der Techn. Hochschule.

II. Zur Phylogenie und Systematik von *Baeomyces*.

(Mit 1 Abb. im Text.)

In der vorhergehenden Mitteilung ist gezeigt, daß *Baeomyces roseus* unter bestimmten Bedingungen, sowohl in der Natur wie in Versuchsanstellungen, sich fähig zeigt, in sein Podetium Gonidien aufzunehmen. Ist diese Eigenschaft nun auch für diese Art systematisch nicht verzeichnet, so gibt es doch tatsächlich andere Arten der gleichen Gattung, denen dieses (wie ich es ausdrückte: phylogenetisch sich dem *Cladonia*typus nähernde Verhalten) auch von der systematischen Lichenographie zugeschrieben wird. Ich sah mich daher genötigt, diesen Formen und ihrem Verhalten im einzelnen näherzutreten.

VAINIO (1921) trennt die Gattung *Baeomyces* in zwei Sectionen:

Sect. I *Phloeopus* (d. h. „Rindenfuß") mit der Diagnose: „Stipes apothecii strato medullari gonidia continente instructus". Hierzu gehört (l. c.)

1. *B. fungoides* Ach., beschrieben von den Philippinen (Mindoro, ad terram arenosam, Merrill 6199) mit der beachtenswerten Angabe: „thallus ... in parte superiore gonidia ad *Cystococcum humicolam* pertinentia, cellulis diam. 0,008—0,014 mm, fortuito in parte interiore et inferiore inter hyphas Algas *Gloeapsoideas* duarum specierum, at nulla leptogonidia *(Dactylococcus infusionum)* continens ... Stipes (apothecii) ... solidus, in strato medullari algas *Cystococcaceas* solas continens".

2. *B. ramalinellus* Nyl., beschrieben von Luzon (Merrill 7942) mit der Angabe: „Gonidia ad *Cystococcum humicolam* pertinentia in thallo majora et membrana crassiore quam in cortice stipitis".

Sect. II *Gymnopus* (d. h. „Nacktfuß") mit der Diagnose: „Stipes apothecii saltem parte superiore strato chondroideo denudato zonaque gonidiali destitutus".

Hierzu die andern bekannten Arten.

Diese Angaben sind auch übernommen von ZAHLBRUCKNER (1926, S. 203). Ich habe Material von *B. fungoides*, das mir vom Herbarium des Botanischen Museums in Berlin freundlichst zur Verfügung gestellt wurde, näher untersucht. Ich kann aber keine eigentliche „Gonidienschicht" im sonst üblichen Sinne finden, viel-

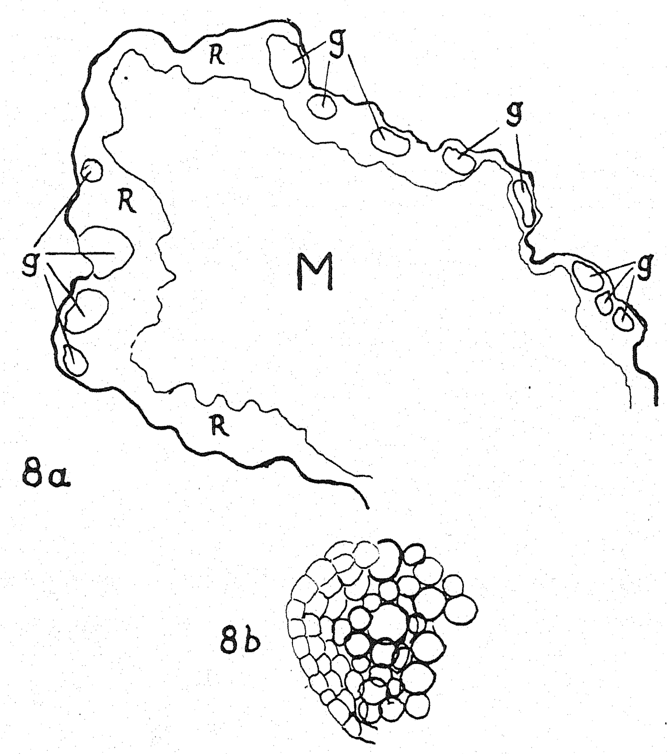


Abb. 8. *Baeomyces fungoides*, Herbarmaterial. a) Querschnitt durch ein mit Gonidien versehenes Stielchen. Gonidienhäufchen eingesenkt! Die Mitte des Querschnitts nicht ausgezeichnet. 180 mal. (G = Gonidien, R = Rinde, M = Mark.) — b) Teilbild vom Rande, beginnende Einsenkung! 450 mal.

mehr erkenne ich auf das deutlichste eine Ausbildung, die etwa mit den Befunden an meinen, von normalen abweichenden Stücken des *B. roseus* übereinstimmt! Es sind nur Nester von Algen *(Cystococcus)* vorhanden, die, mehr oder weniger unterbrochen, dem Umriß der Podetien eingesenkt sind (Textabb. 8a). Bei stärkerer Vergrößerung wird das noch deutlicher: die die Gonidien umspinnenden Hyphen sind am Rande noch nicht in radialer Richtung gestreckt (Textabb. 8b, im Vergleich dazu Textabb. 1).

Gelegentlich sind regelrechte Rindenbildungen, auf kurze Strecke, über den tiefer gelagerten Algenhaufen zu erkennen, auch von solcher Ausdehnung, daß die Algenhaufen fast um ihren eignen Durchmesser von der Oberfläche entfernt sind, aber immer wird der Anschein erweckt (insbesondere beim Vergleich mit meinen Befunden bei *B. roseus* und bei *Cladonia*podetien!), daß es sich um nachträglich „angeflogene" oder „heraufgekrochene" Gonidienklumpen handelt. Ich stehe also nicht an zu behaupten, daß auch hier der Fall gewisser Standortsverhältnisse vorliegt, vermutlich ähnlicher wie bei meinen andern Beobachtungen, die das Podetium in der angegebenen Richtung umgestaltet haben.

Diese Auffassung wird aber noch erhärtet, da nach seiner ersten Angabe über die Sectio *Phloeopus* von 1921 VAINIO später (1922) und im Gegensatz zu ZAHLBRUCKNER (1926) noch eine weitere Art in die gleiche Sectio mitaufnimmt: *B. placophyllus* Wahlenb., die bis dahin zu *Gymnopus* gestellt wurde. Den Grund dafür gibt er zunächst in der Diagnose so an: „... Apothecia peltata, stipitata, zona gonidiali stipitis areolata aut partim subcontinua, areolis prominentibus, dispersis aut contiguis ..." Und in der weiteren Beschreibung fügt er noch an: „stipes bene compressus, sed saepe demum canaliculatus vel longitudinaliter convolutus, quare teres videtur, intus solidus aut interdum demum partim longitudinaliter fissus, in zona gonidiali lateris convexi crebre irregulariter contextus, intus chondroideus et ex hyphis formatus pachydermaticis, longitudinaliter dispositis, conglutinatis, cavitalibus cellularum 0,002—0,0015 mm latis, in latere concavo gonidia parum continens."

Diese Beschreibungen sind ein Beweis dafür, daß es sich bei diesem Verhalten um eine durchaus unregelmäßige und klumpigverteilte Anordnung von Algenmassen in dem sehr ungleichmäßig entwickelten Stielchen handelt. Es ist mir hiernach völlig sicher, daß *B. placophyllus*, zweifellos eine besser als die erstgenannten tropischen Arten untersuchte Art, aufs schönste die Zufallsvorkommnisse zeigt, wie meine *B. roseus*[1]). Zu beachten ist für die „Zufallsgestaltung" „Labilität" oder wie man es sonst nennen will, auch das Vorkommen anderer Algen im Thallus dieser Art, das VAINIO angibt. Es lag nahe, Versuche auch in dieser Richtung

1) Herrn Dr. SCHADE verdanke ich den Hinweis darauf, daß bereits TH. M. FRIES (Lichenographia Scandinavia, 1871, S. 337) für *Baeomyces placophyllus* Wnbg. (bei FRIES: *Sphyridium placophyllum* Th. Fr.) auf das ungleiche Vorkommen einer Rindenbildung am Stielchen eingeht und damit die Unhaltbarkeit der *Sectio Phloeopodium* Stizenb. begründet.

anzustellen. Ich habe solche mit *Baeomyces roseus* und verschiedenen Algen in Gang und behalte mir nähere Mitteilung vor. Ebenso ist die Unregelmäßigkeit des Stielchens in seinem Äußeren (Aufreißen, Krümmung, Ungleichheit des Querschnitts, vgl. bei Vainio!) eine ausgezeichnete Unterlage für die nachträgliche Besiedlung mit Algen.

Damit muß die ganze Sectio *Phloeopus* als systematisch zweifelhaft und überhaupt die Heranziehung des Auftretens oder Fehlens von Gonidien im Stielchen von *Baeomyces*-Arten als belanglos für die Trennung der Formen angesehen werden. Was zu ihr Veranlassung gab, ist nichts anderes als ein gelegentlich nachträglich sich einstellendes Vorkommen, dessen biologische Begründung in sehr ähnlichen Fällen bei *B. roseus* von mir aufgehellt wurde. Es ist aber zugleich auch klar, daß die Flechtensystematik nun keinen Gebrauch mehr von diesen „Merkmale" vortäuschenden Befunden machen darf. Vielmehr ist es eine für die Gesamtheit der Lichenes geltende Eigentümlichkeit, daß die Abgrenzung von Arten sicher nicht nach bloßer Morphologie und Anatomie erfolgen darf, sondern daß — mehr als in andern Gruppen — auch die Biologie und Physiologie heranzuziehen ist. Vergessen wir nicht, daß das Wesen der, wie ich (1925, S. 215) ausführte, durchaus wohlgegründeten systematischen Gruppe Flechten auf der morphogenetisch und physiogenetisch entscheidend gewordenen Symbiose beruht, daher also auch die Labilität um so größer bleibt (wenigstens im Punkte der Symbiose selbst), als mit der Fortentwicklung die Komplexe von Eigenschaften, zusammen das „Gleichgewicht" einer Flechtenform bildend, zahlreicher und schwieriger werden. Ungeachtet auch möglicherweise nicht geringen Alters der Flechten ist es daher viel leichter möglich, gegenwärtig noch (und stets) Abweichungen in Ausdehnung und Auswirkung des Gleichgewichtszustandes zu finden. Folgen davon sind z. B. solche gestaltlicher Art, wie sie Vainio Anlaß zu seiner Einteilung der Gattung *Baeomyces* gaben. Es sind aber auch solche physiologischer Art vorstellbar, ja gefunden: ich möchte dafür — ohne den spezifischen, systematisch hohen Wert von Stoffwechselerzeugnissen bei Flechten (Flechtensäuren) grundsätzlich herabzusetzen — diejenigen Abweichungen in Anspruch nehmen, die z. B. auch gerade bei *Baeomyces* in der Intensität der KOH-Reaktion und ihrer geringeren oder größeren Ausdehnung im Thallus vorliegen. Wenn die Flechtenstoffwechselerzeugnisse, wie ich es im Anschluß an Zopf und in voller Übereinstimmung mit der gesamten heutigen Flechtensystematik selbst betone (z. B. 1925, S. 206 ff.), ein spezifischer Ausdruck der vollendeten Symbiose

sind, so ist es sehr wohl möglich, daß der Grad (und Ort) ihres Auftretens schwanken kann. Es darf also nicht über eine bescheidene Grenze hinaus und niemals ohne Kenntnis der Biologie der Formen (auch der Ökologie als beeinflussendem Faktor!) davon systematisch Gebrauch gemacht werden. Übrigens gibt es von solchen Erscheinungen, vom Wechsel der Stärke und des Ortes für das Auftreten der Stoffe, auch äußerlich sichtbare Beweisfälle. Der bekannte Rosa-Farbstoff, der die Apothecien von *Baeomyces roseus* und andern Arten ziert, ist in der Ausdehnung durchaus nicht immer konstant. Es ist mir sowohl aus der Natur wie auch den Kulturen (unter mir noch nicht bekannten Bedingungen, weil es Zufallsbeobachtungen waren) bekannt, das bisweilen ganze sterile Lagerkomplexe sich rosa gefärbt zeigten (vgl. S. 224). Und gewiß würde, so wenig wie bei den sterilen, doch rot gefärbten fruchtkörperartigen Bildungen von Cladonien, die nicht selten sind unter den Arten, die bei uns so gut wie immer steril bleiben, niemand geneigt sein, daraufhin eine systematische Abweichung festzulegen. In diesem Fall so wenig wie in anderen darf die Stoffwechselabweichung allein systematisch Ausschlag geben. Oft genug ist indessen, merkwürdigerweise mehr bei den mikrochemisch als bei den makroskopisch erkennbaren Besonderheiten, unsere Flechtensystematik darin schon zu weit gegangen.

Dresden, Januar 1928, Bot. Inst. der Techn. Hochschule.

Literatur zu I und II.

KRABBE, G. 1891. Entwicklungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung *Cladonia*. Leipzig.

TOBLER, F. 1909. Das physiologische Gleichgewicht von Pilz und Alge in den Flechten. Ber. d. D. Bot. Ges. **27**, 421—427.

—, —. 1911. Zur Biologie von Flechten und Flechtenpilzen. II: Die Entwicklung der *Cladonia*-Soredien. Jahrb. f. wiss. Bot. **49**, 409—417.

—, —. 1924. Zur Physiologie der Farbunterschiede bei *Xanthoria*. Ber. d. D. Bot. Ges. **43**, 301—305.

—, —. 1925. Biologie der Flechten, Entwicklung und Begriff der Symbiose. Berlin.

—, —. 1927. Zur Kenntnis des Phototropismus von *Cladonia*podetien und verwandten Organen. Planta **3**, 169—171.

VAINIO, ED. A. 1921. Lichenes insularum Philippinarum III. Acta Acad. Scient. Fenn. Ser. A. **15**, 57 ff.

—, —. 1922. Lichenographia Fennica II. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fenn. 53. Nr. 1 S. 4 ff.

ZAHLBRUCKNER, A. 1926. Lichenes, spezieller Teil in: ENGLER, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Bd. 8, S. 203.

Figurenerklärung zur Tafel IV.

Fig. 1. Normales Thalluslager und Podetium von *Baeomyces roseus*. Stiel ohne Gonidien. (19. 1. 27.)

Fig. 2a u. b. (22. u. 27. 1. 27.) Ältere Podetien mit neuer Fruchtbildung. Bei a am Stiel und altem Fruchtteil mit äußerlichen Gonidienhäufchen. Bei b gleiche Erscheinung an künstlich des Köpfchens beraubtem Podetium, oben seitlich Gonidienanheftung.

Fig. 3. Podetium in horizontaler und gekrümmter Stellung (Erdverschiebung), an der Biegungsstelle mit äußerlich anhaftenden Gonidienklümpchen besiedelt.

Fig. 4. Ein des Köpfchens beraubtes Podetium, von unten her reichlich mit Gonidien besiedelt. (19. 1. 27.)

Fig. 5a u. b. Geköpfte Podetien, von unten her mit Gonidien besiedelt, Stielchen fortwachsend, bei b rechts auch Gonidienanflug auf der Anschnittsfläche. (23. 3. 27.)

Fig. 6. Geköpfte Podetien, z. T. von unten mit Gonidien behaftet, z. T. auf der alten Schnittfläche mit Gonidien künstlich besät: als Folge Auswachsen der Gonidienklumpen und der Hyphenmasse reichlicher. (26. 1. 27.)

Fig. 7. Künstliche Besiedlung der Schnittfläche eines geköpften Podetiums mit einem Thallusschüppchen, diese kräftig auswachsend. (27. 12. 27.)

Fig. 8. Wie vor. Als Folge phototropische Krümmung des fortwachsenden Stielchens. (28. 4. 27.)

Die Abbildungen sind sämtlich in etwa 5facher Vergrößerung von meiner Frau nach der Natur gemalt.

22. W. W. Finn: Spermazellen bei Vinca minor und V. herbacea.

(Mit Tafel V und 1 Abbildung im Text.)

(Eingegangen am 8. März 1928. Vorgetragen in der Märzsitzung.)

In letzter Zeit, wie auch früher, trifft man zuweilen in der Literatur Hinweise darauf, daß die männlichen Gameten bei nahestehenden Arten oder sogar bei einem und demselben Vertreter der Angiospermen in ihrer Struktur sehr verschieden sein können.

So beobachtete zum Beispiel PIECH (1924a, 1924b) bei *Scirpus paluster* Spermazellen, aber bei *Scirpus lacustris* nur nackte Spermakerne. Außerdem traf derselbe Forscher bei der letztgenannten Pflanze in den Pollenkörnern sowohl die Bildung einer generativen Zelle wie auch oft einen nackten generativen Kern an[1]).

Da ich mich zu überzeugen wünschte, ob die Existenz der Spermazellen ein allgemeines Merkmal für die Vertreter der Reihe Contortae ist, wollte ich, nachdem ich die Struktur der männlichen Gameten bei einigen Asclepiadaceae untersucht hatte (FINN 1925, 1926), in erster Linie die mich interessierende Frage in betreff der Apocynaceae aufklären, um in Zukunft meine Forschungen auf die übrigen Familien der obengenannten Reihe auszudehnen.

Solche Forschungen sind meiner Meinung nach sehr wünschenswert und zeitgemäß, da der männliche Gametophyt der Angiospermen bis jetzt sehr wenig untersucht worden ist. Unter den obengenannten Pflanzen ist nicht eine einzige Reihe, welche in betreff der Struktur des männlichen Gametophyten mehr oder weniger gründlich bei einer größeren Anzahl von Vertretern verschiedener Familien und Gattungen untersucht worden wäre. Und nur nach solchen Untersuchungen wird man folgern können, welchen Wert die Merkmale, die der männliche Gametophyt gibt, für die Systematik der Angiospermen haben.

Der große Systematiker ENGLER (1926, S. 159) sagt in bezug auf die obenerwähnte Frage folgendes: „Bisher hat man bei der systematischen Anordnung der siphonogamen Embryophyten im wesentlichen nur die embryonale oder diploide Generation oder Phase, die kormophytische, Blüten und Früchte tragende Pflanze,

1) Indem ich die Ansichten SCHNARFs teile (1927, S. 40), halte ich, wie auch früher, an einer genauen Terminologie fest.

die bis zur Erzeugung der Mikrosporen oder Pollenzellen und der Megasporen bzw. der Embryosäcke immer nur somatische Zellen mit der doppelten Zahl der Chromosomen bildet, berücksichtigt; auf die proembryonale oder haploide Generation oder Phase, das thalloidische, männliche oder weibliche Sexualzellen mit einfacher Chromosomenzahl erzeugende Gebilde, hat man weniger Rücksicht genommen, obwohl anzunehmen war, daß bei dieser Phase durch klimatische Einflüsse weniger Anderungen hervorgerufen werden als bei der mehr exponierten diploiden Generation. Es liegt dies daran, daß von der diploiden Generation leicht eine größere Anzahl Arten einer Familie ohne große Vorbereitungen untersucht werden kann, während für die Untersuchung der haploiden Generation, besonders der in der Samenanlage versteckten weiblichen, umständliche Manipulationen notwendig sind. Da also naturgemäß für die haploiden Generationen noch verhältnismäßig wenig Untersuchungen vorliegen, darf man die Resultate derselben noch nicht verallgemeinern, sondern man muß sich damit begnügen, in ihnen die ersten Anfänge weiter auszudehnender Untersuchungen zu sehen."

Ich untersuchte *Vinca minor* und *V. herbacea*, die ein gutes Material für eine genaue Untersuchung der Spermatogenesis gaben, da ihre großen Pollenkörner sich gut fixieren und färben lassen; aber die Hauptsache ist, daß sie sehr durchsichtig sind, was man nicht vom Pollen vieler anderer Pflanzen sagen kann. Der letztere Umstand, wie bekannt, erschwert sehr und macht zuweilen sogar die Untersuchung der Spermatogenesis bei einigen Vertretern der Angiospermen ganz unmöglich. Die Methode dieser Untersuchung war im allgemeinen ähnlich derjenigen, die ich beim Studium der Spermatogenesis und der Befruchtung bei einigen Vertretern der Familie Asclepiadaceae (FINN 1925, 1926) benutzte. Dank der bedeutenden Größe des Pollens war es möglich, den letzteren im freien Zustande, gleich nach dem Herausziehen aus der Anthere, zu fixieren. Diese Methode gab schöne Resultate. Allerdings ist es wahr, daß ein bedeutender Teil des Pollens beim Waschen mit Wasser und bei anderen Manipulationen, die sein Einbetten in Paraffin begleiten, verlorengeht; wenn man aber den Pollen in großer Menge fixiert, so kann man immerhin bei einiger Vorsicht das zur Untersuchung nötige Material in genügender Menge erhalten.

Einige dürftige Angaben in betreff des männlichen Gametophyten bei Apocynaceae finden wir in den Arbeiten STRASBURGERs (1884) und FRYEs (1905).

Nach STRASBURGER (1884, S. 31) befinden sich im Pollenkorn bei *Vinca major* „. . . . ein kleinerer, spindelförmiger, grobkörniger, generativer und ein größerer, rundlicher, feinkörniger, vegetativer Zellkern . . . .“. Dieselben zwei Kerne fand der Autor (Taf. I Fig. 31) auch in den Pollenschläuchen der obengenannten Pflanze. Nach STRASBURGER (l. c.) dagegen: „Bei *Amsonia salicifolia* sind mit Pikrocarmin zwei kleine, meist mit einem oder zwei kleinen Kernkörperchen versehene, generative und ein größerer, mit größerem Kernkörperchen versehener, vegetativer Zellkern ohne zu große Schwierigkeit nachzuweisen“.

Bei FRYE und BLODGETT (1905, S. 51, Taf. II Fig. 14), welche *Apocynum androsaemifolium* untersuchten, finden wir in betreff dieser Frage solche Angaben: „The generative cell is lenticular or fusiform, as in *Asclepias.* Two spherical male cells are formed about the time the embryo sac is ready for fertilization, and while the pollen is still in the anther.“

Auf Fig. 14 stellen die Autoren ein Pollenkorn von *Apocynum androsaemifolium* mit vegetativem Kern und generativer Zelle, die mit schwanzartig ausgereckten Enden versehen ist, dar, worauf FRYE und BLODGETT keine Aufmerksamkeit richteten; auch finden wir in ihrer Arbeit keine Darstellung der Spermazellen.

Indem ich zur Erklärung der Resultate meiner Untersuchungen übergehe, halte ich es für nötig, darauf hinzuweisen, daß die männlichen Gameten bei beiden Arten *Vinca*, sowohl der Entwicklungsgeschichte, wie auch ihrer Struktur nach, sehr ähnlich den entsprechenden Bildungen der von mir schon früher untersuchten Vertreter der Familie Asclepiadaceae sind, von denen sie sich nur in einigen Details unterscheiden, worauf hauptsächlich in der weiteren Erklärung die Aufmerksamkeit gerichtet werden wird.

Bekanntlich tritt der Pollen bei *Vinca* in Einzelkörnern auf. Seine Form ist mehr oder weniger sphärisch. Bei *Vinca minor* fand ich zuweilen anomalen Pollen mit gut gebildeter Scheidewand in der Mitte, welche das Pollenkorn zur Hälfte teilte. Bei *Vinca herbacea* beobachtete ich einst ein doppeltes Pollenkorn, gleichsam aus der Verbindung zweier Pollenkörner entstanden, aber ohne Scheidewand in der Mitte. Diese Bildung hatte das Aussehen eines biskuitförmigen Körpers und enthielt zwei Paar Spermazellen und zwei vegetative Kerne, wie man das auf der Textabb. 1 sieht; dieses Pollenkorn erinnerte im allgemeinen an die gepaarten Pollenkörner von *Podostemon subulatus* (MAGNUS 1913, SCHNARF 1927, S. 49, Abb. 4 Fig. 2). Diese Erscheinung befindet

sich vielleicht im Zusammenhang damit, daß man bei den Vertretern der Familie Apocynaceae nicht nur Einzelpollen, sondern auch Verbände des Pollens in Tetraden, wie z. B. bei *Apocynum* antrifft.

Bei den untersuchten Arten *Vinca* ist die generative Zelle schon vor der Teilung ihres Kerns gewöhnlich mit einem langen, schwanzartigen Fortsatz an dem zum Zentrum des Pollenkorns gerichteten Pole versehen (Taf. V, Fig. 1). Zuweilen gelingt es, einen anderen ähnlichen, nur bedeutend kürzeren Fortsatz zu beobachten, welcher sich etwas später, wenn die generative Zelle tiefer in das Innere des Pollenkorns eindringt, bildet.

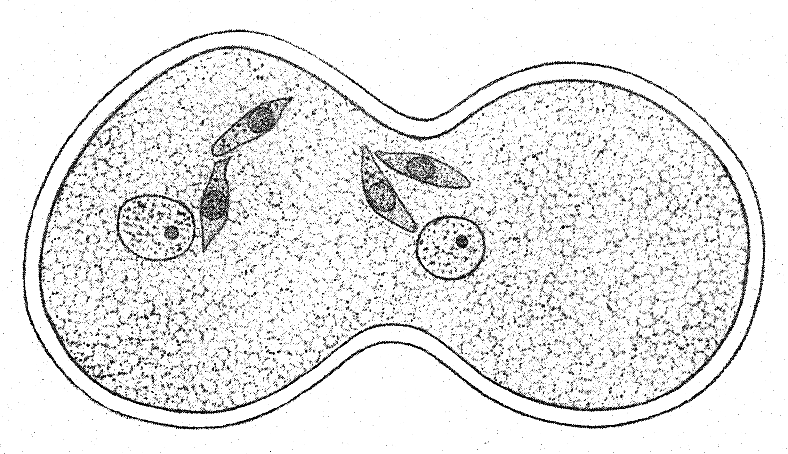


Abb. 1. *Vinca herbacea.* Doppeltes Pollenkorn mit zwei Paar Spermazellen und zwei vegetativen Kernen (Objektiv LEITZ 7 und Ok. 6 auf der Höhe des Arbeitstisches).

In Anbetracht dessen, daß FRYE und BLODGETT (1905) auf ihrer Fig. 14 die generative Zelle bei *Apocynum androsaemifolium* auch mit stark ausgereckten Enden darstellten, kann man den Schluß ziehen, daß dieses Merkmal sowohl für Apocynaceae als auch für Asclepiadaceae typisch ist. Wie bei den Vertretern der letztgenannten Familie ist die generative Zelle auch bei den Arten *Vinca* zytoplasmareich, wodurch sie sich scharf von den zytoplasmaarmen, generativen Zellen einiger Angiospermen unterscheidet. So z. B. ist nach meinen Beobachtungen die generative Zelle bei *Elymus arenarius* außerordentlich arm an Zytoplasma, das den Kern nur mit einer dünnen Schicht umgibt. Auf diese Weise unterscheiden sich die generativen Zellen verschiedener Vertreter der Angiospermen scharf voneinander durch die Menge des Zytoplasmas. Die weiteren

Untersuchungen werden beweisen, in welchem Maße dieses Merkmal bei den verwandten Pflanzen beständig und allgemein erscheint.

Bei *Vinca* beobachtet man gewöhnlich in außerordentlich dichtem, feinkörnigen Zytoplasma der generativen Zelle in bedeutender Anzahl Körperchen, welche sich in Eisen-Hämatoxylin schwarz färben. Die letzteren sind für die generativen Zellen der von mir untersuchten Arten *Vinca* sehr typisch; sie kommen nicht nur neben dem ruhenden Kerne (Taf, V, Fig. 1), sondern auch während der Teilung des letzteren (Fig. 2, 3, 5, 6) und in den sich später bildenden Spermazellen vor (Fig. 8, 9, 10, 13).

Ähnliche Körperchen beobachteten MOTTIER (1898, S. 146), KOERNICKE (1906, Taf. 5 Fig. 16), NAWASCHIN (1910, S. 879—880) bei *Lilium* und ich (FINN 1925, S. 5) bei *Asclepias Cornuti*. Nur kamen sie bei der letztgenannten Pflanze im Gegensatz zu *Vinca* verhältnismäßig selten und in nicht großer Anzahl auf meinen Präparaten vor. MOTTIER (l. c.) und SCHÜRHOFF (1926, S. 264—265) hielten ähnliche Bildungen für extranukleare Nukleolen. Bekanntlich hat man in letzter Zeit durch verschiedenartige Methoden die Existenz der Plastiden in den generativen Zellen einiger Vertreter der Angiospermen bewiesen (s. RUHLAND und WETZEL 1924, KRUPKO 1926).

Stellen diese Körperchen extranukleare Nukleolen oder Plastiden oder vielleicht irgendwelche andere Einschlüsse im Zytoplasma der generativen Zelle dar, das lasse ich fürs erste unentschieden bleiben, da ich hoffe, in einer anderen Arbeit diese Frage ausführlicher zu erörtern.

Bei beiden Arten *Vinca* geht die Teilung des generativen Kerns und die Bildung der männlichen Gameten gewöhnlich noch während des Aufenthalts des Pollens in der Anthere vor sich; man erhält auf diese Weise einen dreikernigen Pollen, was STRASBURGER (1884) auch bei *Amsonia salicifolia* und FRYE (1905) bei *Apocynum androsaemifolium* beobachteten.

Nur einmal fand ich auf der Narbe bei *Vinca minor* ein Pollenkorn, das noch keinen Pollenschlauch gebildet hatte und dessen generativer Kern sich in der Metaphase der Teilung befand, wie man das auf Fig. 11 sieht (linkes Pollenkorn).

Auf diese Weise stimmen meine Angaben mit denjenigen STRASBURGERs nicht überein, der bei künstlicher Keimung des Pollens bei *Vinca major*, allem Anscheine nach, den noch ungeteilten generativen Kern in den Pollenschläuchen beobachtete. Dieser Hinweis STRASBURGERs war vielleicht die Ursache der in der Literatur

zuweilen vorkommenden Angaben, daß bei Apocynaceae „Pollen zum Teil dreikernig“ ist (s. z. B. ENGLER-GILG 1924, S. 329).

Bei den untersuchten Arten *Vinca* geht die Teilung des generativen Kerns nicht gleichzeitig in einer und derselben Anthere vor sich. Neben den generativen Zellen, deren Kerne sich im Ruhezustand befinden, kann man verschiedene Stadien der Teilung der letzteren, wie auch reife männliche Gameten antreffen.

Die generativen Kerne bei *Vinca minor* und *V. herbacea* sind, sowohl dem allgemeinen Charakter ihrer Struktur, wie auch den außerordentlich kleinen Chromosomen nach, nicht nur untereinander sehr ähnlich, sondern auch den entsprechenden Kernen bei den von mir untersuchten Vertretern der Asclepiadaceae (FINN 1925, 1926). Die Teilung des generativen Kerns bei beiden Arten *Vinca* verläuft vollständig gleichartig; bei *Vinca minor* habe ich sie ausführlicher untersucht, daher bezieht sich die weiter angegebene Beschreibung dieses Prozesses hauptsächlich auf diese Art. Der generative Kern enthält in der späten Prophase der Teilung dreiundzwanzig schon individualisierte Chromosomen. Die letzteren sind von außerordentlich geringer Größe und haben gewöhnlich eine mehr oder weniger abgerundete Form, wie man das auf den Fig. 2a und 2b sieht, die zwei aufeinander folgenden Längsschnitte durch eine und dieselbe generative Zelle darstellen. In diesem Stadium beobachtete man zuweilen, daß einige Chromosomen zweigliedrig sind, wie das bei *Asclepias Cornuti* der Fall ist (FINN, S. 6 Fig. 4). Während der folgenden Phasen der Teilung des generativen Kerns tritt die Kernspindel im Körper der generativen Zelle sehr deutlich hervor. Bei beiden Arten *Vinca* nimmt die letztere nicht die ganze generative Zelle, sondern nur ihren mittleren Teil ein, während die Pole und die Peripherie aus feinkörnigem Zytoplasma bestehen (Fig. 3, 5, 6), eine Erscheinung, die ich bei *Asclepias Cornuti* ausführlich beschrieb und auch bei *Vincetoxicum* beobachtete.

Ebenso konnte ich mich auf den schönen Präparaten des verstorbenen Professors ROTHERT, der eine Zeitlang in Kiew arbeitete, überzeugen, daß bei *Najas major* das ganze Zytoplasma der generativen Zelle sich in die Kernspindel verwandelt, wie das, allem Anscheine nach, SCHÜRHOFF (1926, Abb. 192 Fig. 3 und Abb. 193 Fig. 3, 4) bei *Viscum album* und *Sagittaria sagittifolia* beobachtete; neuerdings führt PODDUBNAJA (1927, S. 292) dasselbe bei *Echinops sphaerocephalus* an, obgleich auf ihrer Abb. 10 nichts davon dargestellt ist.

Folglich existiert auch in dieser Hinsicht bei verschiedenen Pflanzen eine bedeutende Mannigfaltigkeit, die erst die Zukunft aufklären wird.

Im Stadium der Kernplatte zählte ich gewöhnlich dreiundzwanzig Chromosomen; diese Anzahl ist für den haploiden Kern bei *Vinca minor* (Fig. 4) und *V. herbacea* typisch. Die Chromosomen haben hier das Aussehen kurzer, leicht gebogener Stäbchen.

Während der Telophase der Teilung des generativen Kerns gelang es mir nicht, die Entstehung einer so schön ausgebildeten Zellplatte, wie ich das bei *Asclepias Cornuti* (FINN 1925, S. 10, Fig. 10 und 11) beobachtete, festzustellen, allein wir sehen deutliche Spuren dieses Prozesses auf Fig. 6. Hier tritt die interessante Erscheinung der Einschnürung des Körpers der generativen Zelle, die der Absonderung der männlichen Gameten vorangeht, noch besonders gut hervor. Diese Absonderung geht bei *Vinca minor* und *V. herbacea* in derselben Weise, wie ich (l. c. S. 12) das schon früher bei *Asclepias Cornuti* beschrieben habe, vor sich, und führt in allen beobachteten Fällen zur Bildung zweier individualisierter Spermazellen, deren dichtes, feinkörniges Zytoplasma scharf vom Zytoplasma des Pollenkorns abgegrenzt ist (Fig. 7, 8, 9, 10, 13). Die Spermakerne haben eine sphärische oder etwas längliche Form. Sie gehen bei *Vinca minor*, allem Anscheine nach, nicht so bald wie bei *Asclepias* und *Vincetoxicum* in den Ruhezustand über, denn ich habe bei der obenerwähnten Pflanze eben gebildete Spermazellen, deren Kerne sich noch in sehr später Telophase befanden (Fig. 7), beobachten können. Bei beiden Arten *Vinca* sind die Spermazellen, sowohl der Form wie auch der Struktur nach, den entsprechenden Bildungen bei *Asclepias Cornuti* sehr ähnlich. Es fällt in die Augen, daß sie mit schwanzartigen Fortsätzen von verschiedener Länge versehen sind; die eine der Schwesterspermazellen hat einen längeren, die andere einen kürzeren Schwanz (Fig. 7). Diese Erscheinung hängt davon ab, daß die Enden der generativen Zelle sich ungleich ausziehen. Auf Fig. 7 sieht man vortrefflich den oben erwähnten Unterschied in der Länge der schwanzartigen Fortsätze, die sehr günstig auf einen Schnitt kamen, was sehr selten bei diesen feinsten, sich windenden Zytoplasmasträngen vorkommt; leider kam der mittlere Teil des oberen Fortsatzes nicht auf diesen Schnitt, das hindert aber durchaus nicht, seine ganze Länge zu beurteilen.

Auf solche Weise sind hier die männlichen Schwestergameten nicht völlig gleich, da sie bestimmte äußerliche Eigentümlichkeiten haben, die vielleicht der Ausdruck ihrer inneren Unterschiede sein können, infolgedessen verschmilzt eine von ihnen beständig mit der Eizelle, die andere aber mit dem sekundären Kern oder dem Polkern des Embryosacks.

Schon BLACKMAN und WELSFORD (1913) richteten ihre Aufmerksamkeit auf die beständigen Verschiedenheiten in der Struktur der männlichen Schwestergameten bei *Lilium*. Bei diesem Anlaß sagen sie: „In all cases the male nucleus fusing with the polar nuclei is somewhat larger and more contorted than that which fuses with the female nucleus" (l. c. S. 112). Außerdem finden wir in der zitierten Arbeit eine solche Angabe: „It is to be noted that even at the earliest stage in which the male nuclei have been observed in the embryo-sac there is a distinct difference in their size (Fig. 5), the forward ones being narrower and smaller. As the nucleus in contact with the female cell is generally smaller than the one in contact with the polar nuclei it is probably the one which lies towards the apex of the pollen-tube which fertilizes the egg-cell (compare figs. 1 and 5)" (l. c. S. 113). Neuerdings richtete NAWASCHIN (1927) seine besondere Aufmerksamkeit auf diese Frage im Zusammenhang mit der Erklärung der Ursachen, die die Bewegung der männlichen Gameten im Embryosack der Angiospermen hervorrufen. In der erwähnten Arbeit finden wir solche Angaben: „Aus meinen eigenen Beobachtungen kann ich nur das anführen, daß der in die Eizelle eindringende Spermakern sich schwächer färbt, als der sich mit dem Polkern verschmelzende Spermakern; daher sieht der erstere immer lockerer aus, als der zweite" (l. c. S. 110).

Die obenerwähnten Beobachtungen BLACKMANs und NAWASCHINs beziehen sich auf zytoplasmalose männliche Gameten, die bei vielen Vertretern der Angiospermen vorkommen; in der Literatur (CHAMBERLAIN 1912, S. 12, HIRASÉ 1898, Fig. 28) aber gibt es Angaben für den Unterschied zwischen den männlichen Schwestergameten auch bei solchen Pflanzen, wo sie, wie bei *Vinca*, in Gestalt voller Zellen erscheinen. Ich meine die Spermatozoiden bei *Cycadinae* und *Ginkgo*. Bei den erwähnten Pflanzen unterscheiden sich die männlichen Schwestergameten voneinander durch die Richtung der Wendungen des spiralen Zilienbandes, wobei bei einer von ihnen dieses Band gewöhnlich in der Richtung des Stundenzeigers, bei der anderen dagegen in der entgegengesetzten Richtung geht, worauf NAWASCHIN in seiner Arbeit seine besondere Aufmerksamkeit richtete (Näheres darüber s. NAWASCHIN 1927, S. 110—112).

Was *Vinca* betrifft, so habe ich keine weiteren Unterschiede in der Struktur der Spermazellen außer denjenigen, die die Länge der schwanzartigen Fortsätze betreffen, bemerken können.

Nach der Absonderung der Spermazellen gehen ihre Kerne in den Ruhezustand über. Die letzteren enthalten gewöhnlich einen Nukleolus und fein zerstreutes Chromatin, wie bei den von mir untersuchten Vertretern der Asclepiadaceae. Auf meinen Präparaten hatten die Kerne der Spermazellen zuweilen ein ungewöhnliches Aussehen, sie erschienen wie leer, d. h. ohne Chromatin und Nukleolus (Fig. 8), die Ursache davon ist vielleicht eine mißlungene Färbung. Da in denselben Spermazellen die schon früher erwähnten schwarzen Körperchen vorkommen, so erhält man anfangs den Eindruck, als ob hier die Chromosomen durch das Mikrotommesser in das Zytoplasma hineingeschleppt worden sind. Auf Grund von Untersuchungen zahlreicher Präparate konnte ich den Schluß ziehen, daß hier von einem ähnlichen Fall nicht die Rede sein kann, da einerseits das Chromatin in den Kernen der reifen Spermazellen noch viel feiner zerstreut erscheint, andererseits die schwarzen Körperchen gewöhnlich auch im Zytoplasma der normale Kerne enthaltenden Spermazellen vorkommen.

PIECH (1924b, S. 616—617) weist in einer der Untersuchung des männlichen Gametophyten bei *Scirpus paluster* gewidmeten Arbeit darauf hin, daß die generative Zelle und, allem Anscheine nach, die aus ihr hervorgehenden Spermazellen von einer besonderen, auch bei Lebzeiten der Pflanze existierenden Vakuole umgeben sind. Indem der Autor die Genesis der eben erwähnten Vakuole beschreibt, hebt er besonders hervor, daß diese Bildung nicht eine Spalte zwischen dem Zytoplasma des Pollenkorns und der generativen Zelle ist, die unter dem Einfluß der Fixierung durch Zusammenschrumpfung und Abstehen beider Zytoplasmen voneinander entstanden ist. Was *Vinca* und die anderen von mir untersuchten Pflanzen betrifft, so bin ich im Gegenteil der festen Meinung, daß wir es hier zweifellos mit einer Spalte zwischen beiden Zytoplasmen, die sich bedeutend durch ihre Konsistenz unterscheiden, zu tun haben, und daß diese Erscheinung eben ein durch Fixierung hervorgerufener Artefakt ist. Die obenerwähnte Spalte ist in einem und demselben Stadium bald mehr, bald weniger entwickelt, sie kommt nicht nur im Pollenkorn vor (Fig. 1—10, 13), sondern umgibt auch die Spermazellen während ihres Aufenthaltes im Pollenschlauch. Die letztere Erscheinung konnte man besonders deutlich bei *Asclepias Cornuti* beobachten (FINN 1925, Fig. 21). Auf den Figuren WYLIES (1923, Fig. 2, 3, 5, 11) sehen wir auch bei *Vallisneria spiralis* dasselbe Bild, wobei auf einigen Figuren eine ähnliche Spalte stellenweise auch den vegetativen Kern umgibt. Nur verhältnismäßig selten bei besonders gut gelungener Fixierung

des Materials stehen die beiden Zytoplasmen nicht voneinander ab, und dann ist die Spalte zwischen ihnen nicht sichtbar, wie das z. B. bei *Asclepias Cornuti* auf Fig. 13 (FINN 1925) der Fall ist.

Bei *Vinca minor* beobachtete ich nicht selten die Keimung des Pollens auf der Narbe. Bei dieser Pflanze befindet sich bekanntlich im oberen Teile des Griffels eine kurzzylindrische, wagerechte Platte, die an eine Scheibe erinnert, deren Seitenflächen als Narbe dienen. Diese Flächen sind mit langen Papillen bedeckt, die einen Klebstoff absondern. Auf Fig. 11, die einen Teil dieser Scheibe im Querschnitt darstellt, sehen wir drei Pollenkörner, die in die klebrige Absonderung der Narbe versenkt sind. Das mittlere Pollenkorn hat schon einen Pollenschlauch, der sich zwischen die Narbenpapillen hindurchdrängt, gebildet; auch enthält dieses Pollenkorn zwei Spermazellen. Während der Keimung der Pollenkörner kommen nicht selten ähnliche Bilder vor. Die deutlich sichtbaren Spermazellen, sowie der in dieser Zeit schon degenerierende vegetative Kern halten sich gewöhnlich noch eine Weile im Pollenkorn auf.

Es ist bedeutend schwerer, gut erhaltene Spermazellen in den Pollenschläuchen als in den Pollenkörnern zu beobachten; doch zuweilen gelingt es. Einen ähnlichen Fall sehen wir auf Fig. 12 bei *Vinca minor*. Hier hat der Pollenschlauch, nachdem er zwischen den Papillen hindurchgegangen ist, das Narbengewebe erreicht, an dessen Grenze er sich erweitert[1]).

In dieser Erweiterung sind die männlichen Gameten, die volle Zellen darstellen, und ein degenerierender vegetativer Kern deutlich sichtbar.

Folglich beweisen die bis jetzt ausgeführten Untersuchungen, daß die Existenz der Spermazellen, die ihr eigenes Zytoplasma nach ihrer Bildung bewahren, ein Merkmal ist, welches nicht nur der Familie Asclepiadaceae, sondern auch Apocynaceae eigentümlich ist. Weitere Forschungen werden beweisen, ob das erwähnte Merkmal sich auch auf die ganze Reihe Contortae erstreckt.

Kiew (Ukraine), Embryologische Abteilung des Botanischen Forschungsinstituts.

---

1) Ähnliche Erweiterungen kommen zuweilen bei den Pollenschläuchen, die sich im Kontakt mit dem Narbengewebe befinden, vor. Letzteres bietet, allem Anscheine nach, bedeutende Hindernisse für das Hindurchgehen der breiten Pollenschläuche bei *Vinca* dar; nach einer Ruheperiode tritt der Pollenschlauch gewöhnlich in das Narbengewebe ein und setzt dann seinen Weg fort.

Zitierte Literatur.

BLACKMAN, V. H., and WELSFORD, E. J. 1913. Fertilization in *Lilium*. Annals of Bot., 27.

CHAMBERLAIN, C. J. 1912. Morphology of *Ceratozamia*. Bot. Gazette, 53.

ENGLER-GILG. 1924. Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin.

ENGLER, A., und PRANTL, K. 1926. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl., Bd. 14a.

FINN, W. 1925. Male cells in angiosperms. I. Spermatogenesis and fertilization in *Asclepias Cornuti*. Bot. Gazette, 80.

—, —. 1926. Spermazellen bei *Vincetoxicum nigrum* und *V. officinale*. Ber. d. D. Bot. Ges., 44.

FRYE, T. C., and BLODGETT, E. B. 1905. A contribution to the life history of *Apocynum androsaemifolium*. Bot. Gazette, 40.

HIRASÉ, S. 1898. Études sur la fécondation et l'embryogénie du *Ginkgo biloba*. Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo, 12.

KOERNICKE, M. 1906. Zentrosomen bei Angiospermen? Flora, 96.

KRUPKO, S. 1926. Les plastides et le chondriome pendant la gonogenèse dans le *Gagea lutea* L. Acta Soc. Bot. Poloniae, vol. 4 Nr. 1.

MAGNUS, W. 1913. Die atypische Entwicklung der Podostemaceen. Flora, 105.

MOTTIER, D. M. 1898. Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot., 31.

NAWASCHIN, S. 1910. Näheres über die Bildung der Spermakerne bei *Lilium Martagon*. Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg, 3 suppl. (2e partie).

—, —. 1927. Essai de représentation structurelle des propriétés des noyaux sexuels. Melanges botaniques offerts à Mr. I. Borodine à l'occasion de son jubilé. Leningrad.

PIECH, K. 1924 a. Zur Entwicklung der Pollenkörner bei *Scirpus lacustris* L. Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettres. Sér. B.

—, —. 1924 b. Über die Teilung des primären Pollenkerns und die Entstehung der Spermazellen bei *Scirpus paluster* L. Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettres. Sér. B.

PODDUBNAJA, W. 1927. Spermatogenesis bei einigen Compositen. Planta, 4, Heft 3.

RUHLAND, W., und WETZEL, K. 1924. Der Nachweis von Chloroplasten in den generativen Zellen von Pollenschläuchen. Ber. d. D. Bot. Ges., 42.

SCHNARF, K. 1927. Embryologie der Angiospermen. Berlin.

SCHÜRHOFF, P. N. 1926. Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart.

STRASBURGER, E. 1884. Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena.

WYLIE, R. B. 1923. Sperms of *Vallisneria spiralis*. Bot. Gazette, 75.

Figurenerklärung zu Tafel V.

Die Figuren 1—12 beziehen sich auf *Vinca minor*, die Figur 13 auf *Vinca herbacea*.

Alle Figuren wurden auf der Höhe des Arbeitstisches nach den Mikrotomschnitten mittels des ABBÉschen Zeichenapparates mit der Ölimmers. ZEISS A.

3 mm, Ap. 1,3 und Komp. Ok. 6 entworfen, mit Ausnahme der Fig. 4 (hom. Immers. ZEISS 1/12 und Ok. 6) und der Fig. 11 (Objektiv LEITZ 3 und Ok. 6).

Fig. 1. Teil des Pollenkorns, welcher eine generative Zelle mit einem schwanzartigen Fortsatz enthält, deren Kern sich im Ruhezustande befindet.

Fig. 2a, b. Zwei sukzessive Längsschnitte einer und derselben generativen Zelle, deren Kern sich in der späten Prophase der Teilung befindet. Auf Fig. a sieht man 13 Chromosomen, auf Fig. b 10 Chromosomen.

Fig. 3. Präparat ähnlich dem vorhergehenden, nur befindet sich der Kern der generativen Zelle in der Metaphase der Teilung.

Fig. 4. Die generative Zelle im Querschnitt mit der Kernplatte, die 23 Chromosomen enthält.

Fig. 5. Die generative Zelle im Längsschnitt mit dem Kern in der Anaphase.

Fig. 6. Teil des Inhalts des Pollenkorns mit der generativen Zelle, deren Kern sich in der späten Telophase der Teilung befindet.

Fig. 7. Spermazellen gleich nach ihrer Bildung, umgeben vom Zytoplasma des Pollenkorns. Eine der Spermazellen ist mit einem längeren, schwanzartigen Fortsatz, die andere mit einem kürzeren versehen; der mittlere Teil des oberen Fortsatzes kam nicht auf den Schnitt.

Fig. 8. Pollenkorn mit Spermazellen und vegetativem Kern.

Fig. 9. Spermazellen.

Fig. 10. Pollenkorn mit Spermazellen.

Fig. 11. Querschnitt der Narbe. Die langen Narbenpapillen sind mit Klebstoff bedeckt, in welchem drei Pollenkörner versenkt sind. Im linken Pollenkorn sieht man die generative Zelle, deren Kern sich in der Metaphase der Teilung befindet. Das mittlere Pollenkorn, welches die Spermazellen enthält, hat schon den Pollenschlauch gebildet, welcher zwischen den Narbenpapillen hindurchgeht.

Fig. 12. Querschnitt der Narbe. In der Erweiterung des Pollenschlauches, der sich an der Grenze der Papillen und des Narbengewebes befindet, sieht man Spermazellen und den degenerierenden vegetativen Kern.

Fig. 13. Spermazellen, umgeben vom Zytoplasma des Pollenkorns.

23. N. Cholodny: Über eine vermeintliche Anomalie im Wachstumsmodus der Wurzeln von Lupinus albus.

(Eingegangen am 10. März 1928. Vorgetragen in der Märzsitzung.)

Vor mehr als 50 Jahren sind durch die klassischen Untersuchungen von J. SACHS (1874) die charakteristischen Eigentümlichkeiten des Wachstums bei der Wurzel festgestellt worden. Es hat sich bekanntlich gezeigt, daß die wachsende Zone bei diesem Organ recht kurz ist, indem sie meistens 1 cm nicht übertrifft, und daß die Wachstumsgeschwindigkeit sich innerhalb dieser Zone regelmäßig verändert. Stellt man diese Veränderungen graphisch dar, so erhält man die eingipfelige Kurve, deren Gipfel der Zone der maximalen Wachstumsgeschwindigkeit entspricht. Nach SACHS liegt diese Zone bei der Wurzel ungefähr in der Mitte der wachsenden Region.

Die Ergebnisse von SACHS wurden seitdem sowohl durch spezielle Untersuchungen als auch durch zahllose Schulexperimente an verschiedenen Objekten vielmals bestätigt und erweckten bei niemandem Zweifel. Neuerdings erschien aber die Arbeit von TH. M. PORODKO (1927), die dem Wachstum der Hauptwurzeln von *Lupinus albus* gewidmet ist, einer Pflanze, welche bekanntlich das klassische Objekt zahlreicher reizphysiologischer Untersuchungen darstellt. Der Verfasser kommt zu Schlüssen, die mit denjenigen von SACHS nicht übereinstimmen. Er glaubt nämlich festgestellt zu haben, daß das Wachstum der Wurzeln von *Lupinus albus* in zwei Streckungszonen vor sich geht, die voneinander durch eine kurze, sehr schwach oder gar nicht wachsende Region getrennt sind. Manchmal ist nach PORODKO in dieser Zwischenregion sogar eine merkliche Verkürzung zu beobachten. Von den zwei Streckungszonen liegt die eine unmittelbar hinter der Wurzelspitze und ist ca. 0,1 mm lang. Hier wird nach PORODKO meistens der größte Zuwachs beobachtet, welcher zuweilen mehr als 90 % des Gesamtzuwachses der Wurzel beträgt. Die andere Streckungszone, die etwa 3—4 mm oberhalb der Wurzelspitze liegt, ist einige Millimeter lang und fällt ungefähr mit der SACHSschen Zone der maximalen Wachstumsgeschwindigkeit zusammen. Somit ist nach PORODKO die Verteilung des Wachstums an der Wurzel von *L. albus* durch eine zweigipfelige Kurve darzustellen, deren erstes höheres Maximum

dicht bei der Wurzelspitze liegt und von dem zweiten kleineren durch ein Minimum getrennt ist, welches bis zur Abszissenachse oder sogar etwas niedriger hinabreicht.

Es sei auch bemerkt, daß die Zuwachswerte der beiden oben erwähnten Streckungszonen bei den einzelnen Versuchen von PORODKO recht beträchtliche Schwankungen zeigten. Doch war der Spitzenzuwachs demjenigen der mittleren Streckungszone gewöhnlich umgekehrt proportional, weshalb auch der Gesamtzuwachs der Wurzeln in gleichen Zeiträumen eine mehr oder weniger konstante Größe darstellte.

Soweit die wichtigsten Schlüsse, die sich nach PORODKO aus seinen Versuchen mit *L. albus* ziehen lassen. Die von ihm mit den Wurzeln anderer Pflanzen angestellten Versuche haben die Richtigkeit des SACHSschen Schemas bestätigt. Trotzdem würden wohl die Ergebnisse PORODKOs große Aufmerksamkeit verdienen, wenn es sich erwiese, daß die Wurzeln von *L. albus* wirklich einen so eigenartigen Wachstumsmodus zeigten. Es wäre ja zunächst recht verwunderlich, daß eine so bemerkenswerte Anomalie bisher von niemandem beschrieben wurde. Es leuchtet ein, daß man auch die Reizphysiologie dieses „anomalen" Objektes gründlich revidieren muß, wenn die Angaben PORODKOs richtig sind. Glücklicherweise ist es jedoch leicht zu zeigen, daß dem nicht so ist, und daß PORODKO es bloß mit einer vermeintlichen Anomalie zu tun hatte, denn das Wachstum der Wurzeln von *Lupinus albus* folgt völlig denjenigen Regeln, die von SACHS an anderen Pflanzen festgestellt sind.

Als ich vor mehr als 25 Jahren meine Studien in der Pflanzenphysiologie unter der Leitung von Prof. BARANETZKY und PURIEWITSCH begann, wurde mir zunächst vorgeschlagen, das Wachstum der Wurzeln von *Lupinus albus*, mit denen ich weiter zu experimentieren hatte, etwas eingehender zu studieren. Es waren mir selbstverständlich die grundlegenden Untersuchungen von SACHS und die damals erst erschienene Arbeit von POPOVICI (1900) bekannt. Deshalb war ich wohl recht erstaunt, als meine ersten Versuche zeigten, daß die Wachstumsverteilung an den Wurzeln dieser Pflanze von dem Schema SACHS' und POPOVICIs wesentlich abweicht. Ich brauche wohl hier nicht auf die ausführliche Beschreibung meiner damaligen Versuchsergebnisse einzugehen, weil sie im wesentlichen völlig mit derjenigen von PORODKO zusammenfiel.

Indem ich nun die Ursachen dieser sonderbaren Anomalie zu ermitteln suchte, fiel mir bald eine interessante Erscheinung auf. Es hat sich nämlich herausgestellt, daß die jungen Wurzeln von *L. albus* sich fortwährend häuten. Die Zellen der Oberflächenschicht

in der Wachstumszone der Wurzel lösen sich von den tiefer liegenden Schichten ab, offensichtlich wegen der Verschleimung oder Auflösung der Interzellularsubstanz. Da nun auch die seitlichen Längswände der Zellen sich dabei voneinander ablösen und die Zellen nur an den Querwänden eine mehr oder weniger feste Verbindung beibehalten, so zerfällt die ganze Zellschicht bald in zahlreiche Fädchen, die aus einer Reihe langer, prismatischer Zellen bestehen. Manchmal wird jedoch auch die Bildung dünner Häutchen beobachtet, die aus miteinander noch verbundenen Längsreihen der Zellen zusammengesetzt sind.

Läßt man die Samen von *Lupinus albus* in feuchter Luft, in der Erde, in Sägespänen oder in Torfmehl keimen, so ist es recht schwierig, die erwähnte Häutung zu bemerken, wenn man sich nur auf eine, wenn auch aufmerksamste Besichtigung der Wurzeloberfläche beschränkt. Denn die verschleimte Interzellularsubstanz ist wohl ziemlich klebrig, um die abgelösten Zellen der Oberflächenschicht an ihrer Stelle noch eine Zeitlang festzuhalten. Es genügt jedoch in diesem Fall, die Wurzel auf einige Sekunden ins Wasser zu tauchen und sie darin ein wenig zu bewegen, um sofort zu sehen, wie ihr ganzer jüngerer Teil sich mit einem lockeren Filz bedeckt, welcher zum größten Teil aus einzelnen, dünnen Fäden besteht, manchmal aber auch kleine, hautartige Stückchen enthält. Wenn man das Wasser etwas energischer umschüttelt, so trennen sich diese Fäden und Häutchen von der Wurzel gänzlich ab und schwimmen im Wasser herum. Es ist leicht, sie von dort aus herauszufischen und einer mikroskopischen Untersuchung zu unterwerfen.

Nachdem die Zellen der Oberflächenschicht ihre organische Verbindung mit den unterliegenden Zellen eingebüßt haben, bleiben sie noch einige Zeit am Leben, und man kann in ihnen eine lebhafte Plasmaströmung beobachten. Doch hört ihr Wachstum natürlich sehr bald auf. Da nun die Wurzel inzwischen fortwächst, so dehnt sie allmählich diese Oberflächenschicht, die sie jetzt wie ein Handschuh umhüllt, immer mehr aus. Bald kommt es zu einem Reißen, welches meistens unweit der Wurzelspitze stattfindet. Mit der Zeit tritt die Wurzel aus diesem durchgerissenen Futteral heraus, dann folgt eine neue Häutung, ein neuer Riß usw.

So stellt es sich heraus, daß die Wurzel von *Lupinus albus* in ihrer jungen wachsenden Region immer mit einer zusammenhängenden Schicht schon abgelöster oder im Ablösen begriffener Zellen bedeckt ist. Da nun die Tuschemarken, die wir auf die Wurzeloberfläche bei den Wachstumsmessungen auftragen, gerade auf diese Oberflächenschicht aufgetragen werden, so ist es klar,

daß wir uns aus dem Auseinanderschieben unserer Marken keine Vorstellung über das wirkliche Wachstum der Wurzel machen können. Hieraus läßt sich wohl schließen, daß die allgemein geübte Methode von Tuschemarken auf unser Objekt gar nicht anzuwenden ist.

Man muß jedoch nicht außer acht lassen, daß diese Methode auf die Wurzeln von *L. albus* nur in dem Fall absolut unanwendbar ist, wenn man sich, nachdem der Keimling aus den Sägespänen herausgezogen ist, darauf beschränkt, die Wurzeloberfläche von daran haftenden Partikelchen durch bloßes Wegblasen oder mit einem trockenen Pinselchen oder schließlich dadurch zu reinigen, daß man die Wurzel zwischen den Fingern in der Richtung von der Basis bis zur Spitze hindurchzieht, wie das alles bei den Versuchen PORODKOs stattfand. Denn diese sämtlichen Verfahren sind ungenügend, um alle abgelösten Zellen von der Wurzeloberfläche zu entfernen. Zu dem Zwecke muß man die Pflanze zunächst ins Wasser tauchen und hier die Wurzeloberfläche sorgfältigst reinigen, indem man darüber mit den die Wurzel fest umfassenden Fingern nicht nur von der Basis bis zur Spitze, sondern auch in umgekehrter Richtung hinfährt. Erst auf diese Weise kann man eine Wurzel erhalten, deren ganze Oberfläche aus den Zellen besteht, die noch ziemlich fest miteinander und mit den tiefer liegenden Schichten verbunden sind. Doch ist auch solch eine Wurzel für die Wachstumsmessungen nur während einer kurzen Zeit (5—6 Stunden) brauchbar. Später setzt der Häutungsprozeß mit den darauf folgenden Erscheinungen wieder ein. Man muß zwar beachten, daß wir uns nach SACHS erst dann eine richtige Vorstellung über die Verteilung des Wachstums an der Wurzel bilden können, wenn wir eine möglichst kurze Zeit zwischen der Markierung und der Messung verstreichen lassen. Denn „je länger die Wurzel wächst, desto mehr rückt das Maximum von hinten her in die vorderen Zonen" (SACHS, 1874, S. 422). Kurzdauernde Versuche zeigen dagegen, daß dieses Maximum ungefähr in der Mitte der wachsenden Region liegt.

Als ich nun die Wurzeln von *L. albus*, die auf die obenerwähnte Weise gründlich gereinigt wurden, mit Tuschepunkten markierte und sie dann in einer feuchten Kammer im Laufe von 5—6 Stunden wachsen ließ, ergaben sich immer die Resultate, die mit denen von SACHS völlig übereinstimmten. Es stellte sich nämlich heraus, daß die Wachstumsverteilung an der Wurzel auch bei diesem Objekt durch eine eingipfelige Kurve dargestellt werden kann, deren Maximum annähernd in der Mitte der Wachstumszone liegt.

Ließ ich aber dieselben Wurzeln in einer feuchten Kammer eine längere Zeit verweilen (etwa 24 Stunden), so lösten sich die Zellen der Oberflächenschicht inzwischen ab, die Wurzel zerriß sie und trat daraus hervor. Es ergab sich das Bild, als ob der maximale Zuwachs gerade bei der Wurzelspitze, manchmal schon vor der ersten Marke stattfinde. Etwas höher, in der Region, wo die Tuschemarken wegen des ursprünglichen Wachstums wirklich auseinandergeschoben wurden, konnte man natürlich auch ein zweites Maximum wahrnehmen. Da nun die Versuche von PORODKO meistens ca. 24 Stunden dauerten, so sollte er die bei ihm beschriebene scheinbare Wachstumsverteilung auch in dem Fall beobachten, wenn er die Wurzeln auf das sorgfältigste reinigte.

Es sei bemerkt, daß die oben beschriebene Häutung der *Lupinus*-Wurzeln unzweifelhaft auch in den Versuchen von PORODKO stattfand. An den Wurzeln, die er im Wasser wachsen ließ, konnte er „einen dünnen Filz aus Fäden“ beobachten, die sich von der Oberfläche abschnürten. Diese Erscheinung versucht der Verfasser durch die Wirkung des Wassermediums zu erklären, indem er sie mit denjenigen pathologischen „Wucherungen der Wurzelrinde“ in Zusammenhang bringt, die manchmal an Wurzeln bei Wasserüberschuß beobachtet werden. Wie jedoch schon früher bemerkt, ist das Ablösen der oberflächlichen Rindenzellen bei den Wurzeln von *Lupinus albus* in sämtlichen bisher geprüften Medien zu beobachten: in mäßig feuchten Sägespänen ergibt sich dasselbe, wie in feuchter Luft, in Torf, in Wasser usw.

Wenn nun PORODKO an seinen Wurzeln, die er in eine feuchte Kammer brachte, von dieser Erscheinung nichts beobachten konnte, so ist das wohl dadurch zu erklären, daß er die Keimpflanzen, nachdem er sie aus den Sägespänen herauszog, nicht im Wasser, sondern bloß in der Luft reinigte.

Es erhebt sich natürlich die Frage, wie man die hier beschriebene Häutung der Wurzeln von *Lupinus albus* erklären kann. Ist dies eine normale oder pathologische Erscheinung? Es wäre wohl zunächst anzunehmen, daß die Desorganisation der oberflächlichen Rindenschicht durch die Tätigkeit irgendwelcher Bakterien hervorgerufen wird. Deshalb versuchte ich die Keimlinge von *Lupinus albus* aus sterilisierten Samen in sterilisiertem Torfmehl zu züchten. Es zeigte sich, daß die Wurzeln von solchen steril gezüchteten Pflanzen sich ganz ebenso verhalten, wie diejenigen meiner vorigen Versuche: es war auch hier eine Häutung zu beobachten. Ebensowenig läßt sich diese Erscheinung vermeiden, wenn man in verschiedener Weise Feuchtigkeit, Temperatur und andere äußere Faktoren abändert.

Ferner konnte ich nachweisen, daß auch die Herkunft der Samen hier keinerlei Rolle spielt, da sämtliche von mir geprüften Samen von *Lupinus albus*, die ich von verschiedenen Firmen und Versuchsstationen bezog, immer sich gleich häutende Wurzeln bildeten[1]. Andere Arten derselben Gattung wiesen keine Häutung auf. Aus all dem läßt sich der Schluß ziehen, daß wir es hier mit einer normalen, arteigenen Eigentümlichkeit des *Lupinus albus* zu tun haben.

Wenn man berücksichtigt, daß die Ablösung der Oberflächenzellen normalerweise an der Wurzelhaube beobachtet wird, so könnte man wohl gar sagen, daß bei den jungen Wurzeln von *Lupinus albus* auch die weiter basalwärts liegenden Gewebe, die vom anatomischen Standpunkt aus schon der Rinde zuzurechnen sind, an diesem Prozeß Anteil nehmen. Mit anderen Worten können wir annehmen, daß die Wurzelhaube, die bei anderen Pflanzen erst den Vegetationspunkt bedeckt, hier sozusagen die ganze Wachstumszone bekleidet.

Man muß auch in Betracht ziehen, daß bei jungen Keimpflanzen von *Lupinus*, deren Kotyledonen sich noch unter der Erde befinden, die ganze Wurzel (nicht nur ihre Wachstumszone) wegen des Wachstums des Hypokotyls einige Zeit in die Erde eindringt und sich zwischen den Bodenpartikelchen fortbewegt. Da sie dabei einen großen Widerstand zu überwinden hat, so liegt es auf der Hand, daß die Verschleimung und Ablösung der Oberflächenschicht diese Bewegung erleichtern sollen, indem sie die Reibung etwas vermindern. Es ist bemerkenswert, daß mit dem Alter die Häutung immer weniger hervortritt. Deshalb sind die Abweichungen von der Norm, die wir bei den längeren, erwachsenen Wurzeln beobachteten, nicht so deutlich ausgesprochen, wie bei den jüngeren, kurzen, worauf auch PORODKO aufmerksam macht.

Es sei noch bemerkt, daß ich vor einigen Jahren Gelegenheit hatte, die nach LEWITSKY fixierten Wurzeln von *L. albus* mikroskopisch zu untersuchen. Die auf dem Mikrotom hergestellten Längsschnitte wurden mit Eisenhämatoxylin, Kongokorynth und Orange in Nelkenöl gefärbt. Bei der Untersuchung solcher Präparate zeigte es sich, daß das in der Verschleimung und Ablösung begriffene Gewebe unmittelbar bei der Wurzelspitze beginnt und hier in das Parenchym der Wurzelhaube allmählich übergeht. An dieser Stelle besteht das in Rede stehende Gewebe aus mehreren Zellschichten, doch wird es, je weiter man sich von der Wurzelspitze entfernt,

---

1) Nachdem die Arbeit von PORODKO erschien, habe ich meine alten Versuche nochmals angestellt, wobei die Samen von der Firma HAAGE & SCHMIDT in Erfurt bezogen wurden. Das Resultat war dasselbe.

immer dünner, und zuletzt vermindert sich die Zahl der Zellenschichten bis auf zwei oder sogar eine. Die Zellen sind stark in die Länge gezogen und enthalten stark vakuolisiertes Plasma. Von Interesse ist, daß ihre Kerne dieselben Degenerationserscheinungen aufweisen, die in den Zellen der Wurzelhaube zu beobachten sind. Besonders fällt die Tatsache auf, daß das Kernkörperchen hier eine merkliche Volumverminderung erfährt oder sogar gänzlich verschwindet. Unmittelbar unter diesen Zellen, die deutliche degenerative Abänderungen zeigen, befindet sich eine Reihe kürzerer, plasmareicher Zellen, welche normale Kerne und sehr große Nukleolen enthalten.

Zum Schluß noch ein paar Worte über die von PORODKO beobachtete „Verkürzung" der Wurzel in der Region, die zwischen zwei Zonen des erhöhten Wachstums liegen soll. Ich glaube, daß diese Erscheinung ebenfalls vermeintlich ist. Da die Zellen der abgelösten Schicht durch die fortwachsende Wurzel gespannt werden, so müssen sie natürlich, nachdem diese Schicht zerrissen ist, sich elastisch bis zu ihrer ursprünglichen Länge kontrahieren, weshalb auch der Abstand zwischen einzelnen Tuschemarken sich vermindern muß. Dazu kann wohl auch die Turgorsenkung der absterbenden Zellen etwas beitragen.

Aus all dem oben Gesagten lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

1. Die Wachstumsanomalie, welche PORODKO bei den Wurzeln von *Lupinus albus* entdeckt zu haben glaubte, stellt eine scheinbare Erscheinung dar. In der Tat ist das Wachstum der Wurzeln dieser Pflanze völlig denjenigen Gesetzen unterworfen, die von SACHS an anderen Objekten festgestellt sind.

2. Die von PORODKO beschriebenen Erscheinungen erklären sich einfach dadurch, daß die oberflächliche Gewebeschicht der Wurzel von *Lupinus albus*, worauf man die Tuschemarken aufträgt, nicht dem Wachstum der übrigen Wurzelgewebe folgen kann, da diese Schicht wegen der Verschleimung der Interzellularsubstanz sich von den unterliegenden Geweben abgelöst, dann durch die fortwachsende Wurzel mechanisch ausgedehnt und schließlich zerrissen wird.

3. Diese „Häutung" wiederholt sich vielmals, indem sie eine gewisse Ähnlichkeit mit der Ablösung der Zellen der Wurzelhaube aufweist. Sie stellt wahrscheinlich eine normale, nicht pathologische Erscheinung dar, wird in allen geprüften Medien (feuchte Luft, Wasser, Sägespäne, Erde, Torfmehl) beobachtet und ist den anderen *Lupinus*arten nicht eigen.

Literatur.

POPOVICI: Botan. Zentralbl., Bd. 81, 1900.
PORODKO: Planta, Bd. 4, 1927.
SACHS: Arb. aus d. Bot. Inst. Würzburg, Bd. I, 1874.

---

24. Rudolf Gistl: Gestalt und Lage der ersten Teilungswand in Sporen von Equisetum, in Lösungen von verschiedenem osmotischen Druck kultiviert.

(Mit 7 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 11. März 1928. Vorgetragen in der Märzsitzung.)

Form und Gestalt der Teilungswand in Pflanzenzellen haben schon viele Autoren beschäftigt. HOFMEISTER[1]) und SACHS[2]) haben sich mit dem Problem befaßt. Ersterer brachte zum Ausdruck, daß die teilende Wand sich ausnahmslos senkrecht zur Richtung des stärksten Wachstums einstellt; letzterer fand, daß die neue Teilungswand sich rechtwinkelig an die Mutterzellwand anlegt.

BERTHOLD[3]) und ERRERA[4]) behaupteten, daß die Stellung der neuen Teilungswand immer der Gleichgewichtslage einer gewichtslosen Flüssigkeitslamelle entspreche, die an der betreffenden Stelle des Hohlraumes der Mutterzelle ausgespannt wäre. Auf diese Anschauung näher einzugehen erübrigt sich, denn GIESENHAGEN hat sich mit ihr schon in seinen „Studien über die Zellteilung im Pflanzenreiche" (Stuttgart 1905) näher auseinandergesetzt. Er kommt zu dem Schluß, daß sie unhaltbar ist.

Auch JOST[5]) lehnt sie ab. Bemerkt sei nur, daß die in der *Equisetum*spore auftretende erste Teilungswand dem Verhalten einer gewichtslosen Flüssigkeitslamelle, die im Hohlraum der Mutterzelle ausgespannt wäre, nicht entspricht. GIESENHAGEN[6]) hat sich über

---

1) HOFMEISTER, Handbuch der physiolog. Botanik, Bd. 1. Leipzig 1867.

2) SACHS, Gesammelte Abhandlungen, Bd. 39 und 40. Leipzig 1893.

3) BERTHOLD, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

4) ERRERA, Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1886, S. 41; ferner: Über Zellformen und Seifenblasen. Botanisches Zentralblatt, 1888, 385.

5) JOST, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Jena 1908, und Handbuch der Naturwissenschaften, Bd. 10.

6) GIESENHAGEN, Die Richtung der Teilungswand in Pflanzenzellen. Flora, Bd. 99, 1909.

das Zustandekommen der Stellung der Teilungswand folgende Anschauung gebildet: Der jungen Teilungswand wird ihre Lagerung angewiesen durch die Lage der beiden Tochterzellen, zwischen denen sie sich bildet. Die Lagerung dieser beiden Tochterzellen wird bedingt durch die aus der Kohäsion resultierende Oberflächenspannung. Da jede der im gegebenen Hohlraum der Mutterzelle befindlichen Tochterzellen die kleinstmögliche Oberfläche einnimmt, so wird die freie Berührungsfläche schon vor der Ausbildung der Teilungswand sich so einstellen, daß sie der Gleichgewichtslage einer gewichtslosen Flüssigkeitslamelle entspricht, d. h. also, daß die Einstellung der Berührungsfläche der Tochterzellen und damit Stellung und Gestalt der neuzubildenden Zellwand auf einen rein mechanischen Vorgang zurückzuführen sind.

Bei dem Versuch, einen Einblick in die Ursachen, an welche die Gestalt und Stellung der neuzubildenden Teilungswand bei Zellteilungen gekettet sind, zu gewinnen, ging ich von folgender Überlegung aus:

Wenn die Einstellung und die Gestalt der Teilungswand die Folgen eines rein mechanischen, physikalischen Vorgangs sind, oder wenigstens durch physikalische Bedingungen ausschlaggebend mitbedingt werden, so müssen Änderungen der physikalischen Bedingungen, unter welchen sich die Zellteilung abspielt, sich in der Anlage der neuen Zellwand auswirken.

Die Fragen, die ich mir zur Bearbeitung vorlegte, lassen sich etwa so formulieren:

1. Ist es möglich, durch willkürliche Änderung der physikalischen Bedingungen, unter welchen die Zellteilung sich abzuspielen gezwungen ist, einen Einfluß auf die Gestalt und die Stellung der neuen Teilungswand auszuüben?

2. Kann, wenn solche Änderungen in Form und Stellung auftreten, aus ihrem Ablauf eine Gesetzmäßigkeit, ein ursächlicher Zusammenhang zwischen den geänderten physikalischen Bedingungen und der neugebildeten Teilungswand ersehen werden?

Von Wichtigkeit ist die Wahl eines geeigneten Versuchsmaterials. Von vornherein scheiden alle jene Objekte aus, bei denen die Zellteilung so vor sich geht, daß die beiden Tochterzellen gleich groß werden und durch Neuanlage einer ebenen Fläche voneinander getrennt werden. In diesen Fällen würde es wohl sehr schwer fallen, die in Neubildung begriffenen Tochterzellen von außen her verschieden zu beeinflussen.

Als geeignetes Untersuchungsmaterial haben sich die Sporen von verschiedenen einheimischen *Equisetum*arten erwiesen, denn es

ist die erste auftretende Teilungswand eine gekrümmte Fläche, außerdem sind die beiden neugebildeten Tochterzellen von recht verschiedener Größe. Ein besonderer Vorteil dieses Materials ist auch in der einer Rechnung zugänglichen Gestalt der Ausgangszelle, der Spore zu sehen.

Die im folgenden zu schildernden Versuche wurden mit Sporenmaterial von *Equisetum arvense* L., *E. palustre* L., *E. maius* Gars. und *E. silvaticum* L. angestellt.

Wenn physikalische Bedingungen in maßgebendem Zusammenhang mit der Gestalt und Stellung der neuen Teilungswand stehen, so wird man in erster Linie an den osmotischen Druck denken.

Bringt man die normal in Wasser keimenden kugeligen *Equisetum*sporen in andere Kulturflüssigkeiten mit höherem osmotischen Druck, so wird durch die Veränderung des osmotischen Gefälles die Quellung der Sporen beeinflußt werden, auch noch in dem Stadium, in welchem die Tochterzellen schon zu selbständigen Einheiten geworden sind, aber die Teilungswand noch nicht sichtbar in die Erscheinung tritt.

Versuchsanordnung.

Ich habe versucht, den etwaigen Einfluß des osmotischen Druckes der Kulturflüssigkeit auf die Neubildung der ersten Teilungswand bei keimenden *Equisetum*sporen festzustellen. Dabei wurde in folgender Weise vorgegangen:

Als Kulturmedien wählte ich hauptsächlich reine Rohrzuckerlösungen von verschiedenen Konzentrationen. Zur Verwendung kamen Lösungen mit

2.5	Gewichtsprozent	Rohrzucker,	also	1.857	Atm.	osmot.	Druckes
5.0	„	„	„	3.714	„	„	„
7.5	„	„	„	5.571	„	„	„
10.0	„	„	„	7.428	„	„	„
12.5	„	„	„	9.185	„	„	„
15.0	„	„	„	11.142	„	„	„

Innerhalb der hier zu Kulturen verwendeten verhältnismäßig geringen Konzentrationen steigt der osmotische Druck ziemlich genau proportional mit der Menge des gelösten Zuckers, so daß man mit hinreichender Genauigkeit behaupten kann, daß jede folgende Lösung den doppelten osmotischen Druck der vorhergehenden hat. (Die angegebenen osmotischen Drucke gelten für die Temperaturen von 15° C.)

Es wurden auch Kontrollversuche mit anderen Lösungen (Traubenzucker z. B.) von entsprechend gleichem osmotischen

Druck wie die verwendeten Rohrzuckerlösungen angestellt, die zu den gleichen Resultaten führten. Die Rohrzuckerlösung erwies sich aber als am geeignetsten. Die Keimungen traten hier am sichersten und mit den größten Prozentzahlen auf.

In der Hauptsache wurde mit Objektträgerkulturen gearbeitet. Nachdem ein ganz dünner Rahmen von Vaseline, welcher der Größe des aufzulegenden Deckglases entsprach, auf dem peinlichst gereinigten Objektträger gezogen war, wurde etwas von der Zuckerlösung aufgetropft, wenig *Equisetum*sporen in der Kulturflüssigkeit verteilt und diese dann mit einem Deckglas bedeckt. Das ganze Präparat wurde nochmals mit Vaseline umrandet. Sorgfältig wurde darauf geachtet, daß die Kulturen so dünn hergestellt wurden, daß die Beobachtung mit starken Vergrößerungen noch möglich war, wobei selbstverständlich ein Druck des Deckglases auf die Sporen oder gar eine Quetschung derselben vermieden wurde. Besonderer Wert wurde darauf gelegt, daß sich in jeder Kultur nur wenig Sporen befanden. Die verschiedenprozentigen Zuckerlösungen wurden bei der Anlegung neuer Kulturen immer frisch bereitet. Gleich hier sei erwähnt, daß ab und zu die Kulturen durch das Überhandnehmen von Pilzen, Hefen vor allem, und manchmal auch Bakterien zu leiden hatten. Zeigte sich eine starke Anreicherung dieser Organismen in der Kultur vor dem Auftreten der ersten Teilungswand, so wurden sie ausgeschieden; denn es könnte die Möglichkeit gegeben sein, daß ihre Stoffwechselprodukte einerseits die osmotischen Verhältnisse in der Kulturflüssigkeit unkontrollierbar beeinflußten, anderseits störend auf die keimenden Sporen einwirken. Auch in der Auswahl der zu verwendenden Sporen war eine gewisse Sorgfalt nötig. Nur Sporen, die Sporangienähren entstammten, die beim Einsammeln schon stäubten, erwiesen sich am keimfähigsten. Außerdem ging die Keimfähigkeit derselben durch Aufbewahrung (trocken in Pulverkapseln) schnell zurück.

Mit jedem frisch eingesammelten Sporenmaterial wurde eine Versuchsreihe angesetzt und zwar so, daß mit jeder Lösung 2—4 Kulturen hergestellt wurden. Bei jeder Serie wurden mit reinem Brunnenwasser auch 2—4 Kontrollkulturen angelegt.

Diese Kulturen der einzelnen Versuchsserien wurden unter völlig gleiche äußere Bedingungen gebracht. Sie waren etwa einen Meter von einem nach Süden gerichteten Fenster entfernt aufgestellt. Die Kulturen wurden dauernd unter Beobachtung gehalten. Um gleichzeitig zu zeigen, welchen Einfluß die verschieden konzentrierten Zuckerlösungen auf den zeitlichen Ablauf

der ersten Keimungsstadien bis zum Auftreten der ersten Teilungswand haben, sei hier ein Beispiel aus dem Versuchsprotokoll angeführt:

Sporen von *Equisetum arvense.*

Gesammelt am 18. 4. 1927, nachmittags 2 Uhr, im Englischen Garten in München. Die Kulturen wurden angelegt am 19. 4. im Laufe des Vormittags. Im Brunnenwasser und in 2.5 %iger Zuckerlösung wurden die ersten Teilungswände am 20. 4., vormittags 10 Uhr, beobachtet. In 5 %iger Zuckerlösung zeigte sich die erste Teilungswand am 20. 4., nachmittags 3 Uhr. In 7.5 %iger Zuckerlösung konnte die erste Teilungswand am 21. 4., vormittags, aufgefunden werden, während in 10 %iger Zuckerlösung erst am 21. 4., nachmittags, die erste Teilungswand angetroffen wurde. Bei den Konzentrationen mit 12.5 % und 15 % Zucker blieb die Keimung in der Regel stecken, nur selten kam es zur Ausbildung der ersten Teilungswand.

Bei der am 10. Juni 1927 angesetzten Serie mit Sporen von *Equisetum silvaticum* konnte auch in einer Kulturflüssigkeit mit 15 % Rohrzucker am 20. Juni das Auftreten der ersten Teilungswand in einer Spore einwandfrei beobachtet werden, deren Anlage aus der Abbildung 1 ersichtlich ist. Noch manchmal konnte ich in 12.5- und 15 %iger Rohrzuckerlösung an der hellen, sich in der Spore bildenden Zone den Verlauf der anzulegenden Teilungswand erkennen, doch blieb die tatsächliche Ausbildung der Wand fraglich. Aus diesem Grunde habe ich dieselben, wie auch die nur einmal sicher festgestellte Teilungswand in 15 %iger Rohrzuckerlösung, im folgenden nicht berücksichtigt.

Auf eine Schwierigkeit bei der Beobachtung muß noch hingewiesen werden. Um ein genaues Bild über die Form der neuangelegten Teilungswand, über das Maß ihrer Krümmung zu erhalten, muß darauf gesehen werden, daß tatsächlich der Längsschnitt durch die keimende Spore gezeichnet wird, der den Scheitelpunkt der neugebildeten Teilungswand und den Mittelpunkt der Spore enthält. Da die Achse der Teilungswand sich in der Hauptlichtrichtung einstellt, hat es sich als zweckmäßig herausgestellt, bei der gegebenen schiefen Beleuchtung auch die Objektträger so aufzustellen, daß sie sich in ihrer Neigung dem einfallenden Lichte angleichen. Aber auch dann zeigen sich beim Durchmustern der Kulturen viele Sporen nicht in der geeigneten Lage. Durch leichte Erschütterung des Objektträgers ist es aber möglich, den größten Teil der Sporen in die gewünschte Lage zu bringen.

Selbstverständlich dürfen in den Kreis der Betrachtung nur jene keimenden Sporen einbezogen werden, bei welchen der Keimungsvorgang bis zur Ausbildung der ersten Teilungswand ungestört verlaufen ist.

Der osmotische Druck in den Körpern der beiden sich neubildenden Tochterzellen scheint schon vor dem Sichtbarwerden der sie trennenden Zellwand ein verschiedener zu sein. Dafür sprechen Plasmolysebilder, die nicht gar selten wahrgenommen werden können, wenn es gelingt, die Plasmolyse gerade im geeigneten Zeitpunkt durch sukzessive Erhöhung des osmotischen Druckes der Einschlußflüssigkeit hervorzurufen. Man kann dann

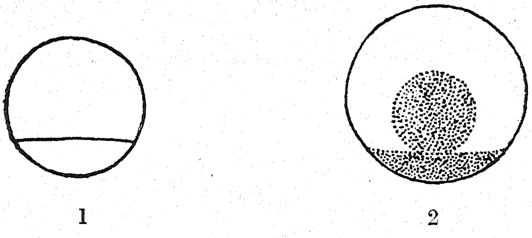


Abb. 1. Keimende Spore von *Equisetum silvaticum* in 15proz. Rohrzuckerlösung.
Abb. 2. Plasmolyse einer keimenden Spore vor dem Auftreten der ersten Teilungswand.

Bilder bekommen, wie sie Abbildung 2 zeigt. Der Teil des Inhalts, der später der kleineren abzuschnürenden Zelle angehört, bleibt mit dem auf die zukünftige Tochterzelle treffenden, ursprünglichen Sporenwandteil in seiner ganzen Ausdehnung in Verbindung. Nur der Oberflächenteil, der durch die Neubildung der Querwand von der größeren Schwesterzelle abgetrennt werden soll, flacht sich ab. Der Inhalt der größeren zu erwartenden Tochterzelle jedoch kugelt sich ab, löst sich völlig von der Sporenwand und kommt als Kugel zur Ruhe, die in der Mitte der Grenzschicht der kleineren Schwesterzelle aufliegt. Aber auch die ersten Stadien der Keimungsbilder weisen auf eine Druckverschiedenheit innerhalb der Tochterzellen hin. Meines Erachtens ist nur dadurch die starke Dehnung des Zellwandteiles der kleineren, bikonvexen Zelle, welcher von der ursprünglichen Sporenwand gebildet wird, zu erklären. Man könnte ja dabei der Meinung sein, daß es sich schon um Wachstumserscheinungen handelt, was ich aber aus folgender Überlegung heraus nicht für das Ausschlaggebende halten kann. Diese Dehnung

erweist sich als direkt abhängig vom osmotischen Druck der umgebenden Kulturflüssigkeit. Es zeigt sich, daß, je geringer der Druck der umgebenden Flüssigkeit ist, desto größer die Dehnung ist, wohlgemerkt, immer nur von dem Anfangsstadium gesprochen, also bis zu dem Augenblick, an dem die erste Querwand deutlich in die Erscheinung tritt. Ist sie im Brunnenwasser und in 2,5 %iger Zuckerlösung noch sehr stark (siehe Abbildung 3),

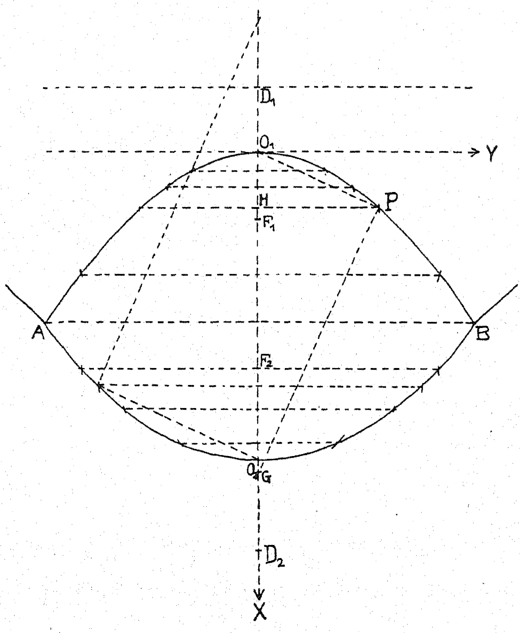


Abb. 3. **Längsschnitt durch die Rhizoidmutterzelle von *E. arvense* in 2,5proz. Rohrzuckerlösung kultiviert. (Erklärung im Text.)**

so zeigt sich in 5 %iger Zuckerlösung schon ein Zurückgehen der Vorwölbung, das in 7.5 %iger Zuckerlösung schon sehr stark ist, während in 10 %iger Zuckerlösung eine Vorwölbung der ursprünglichen Zellwand nicht mehr nachgewiesen werden kann.

Die neugebildete Zellwand.

Betrachtet man die Form der neugebildeten Zellwand in den Kulturen mit 2.5 %iger Zuckerlösung, also in einer Kulturflüssigkeit mit einem osmotischen Druck von 1.857 Atm., so fällt eine sehr starke Krümmung derselben auf, wie sie die Abbildung 3 zeigt. Legt man sich nun die Frage vor, mit welcher Art von

Fläche man es zu tun hat, so muß sie dahin beantwortet werden, daß es sich um ein Rotationsparaboloid handelt. Daß dem so ist, geht aus der Abbildung 3 hervor; es wurde die neugebildete Teilungswand AO_1B mit dem Zeichenapparat genau gezeichnet. Nimmt man nun an, daß die so gezeichnete Kurve eine Parabel sei, so müssen sich aus ihrem Verlauf die zur Konstruktion nötigen Punkte ermitteln lassen, die es ihrerseits wieder erlauben, die Parabel nachzukonstruieren. Wenn es sich tatsächlich um eine Parabel handelt, dann muß die konstruierte Kurve mit der mit dem Zeichenapparat ermittelten zusammenfallen. Das ist tatsächlich der Fall. Wählt man auf der in Frage stehenden Kurve

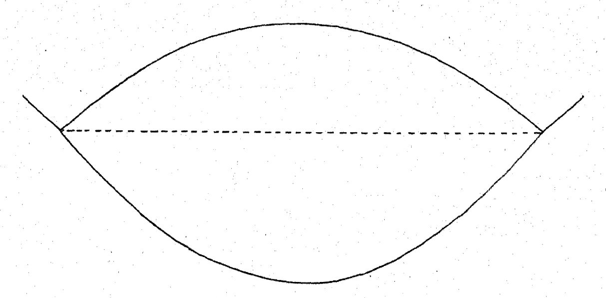


Abb. 4. Längsschnitt durch die Rhizoidmutterzelle in 5proz. Rohrzuckerlösung kultiviert.

einen beliebigen Punkt P, verbindet ihn mit dem Scheitelpunkt O_1 und errichtet auf dieser Sehne im Punkt P die Senkrechte, so wird die X-Achse im Punkt G geschnitten. Fällt man von P das Lot auf die X-Achse, so ergibt sich der Punkt H. Die Strecke GH ist gleich der vierfachen Entfernung des Brennpunktes F_1 vom Scheitel O_1, außerdem gleich D_1O_1 der Entfernung der Direktrix vom Scheitel. Konstruiert man nun mit Hilfe dieser Punkte die Parabel, so zeigt sich, daß alle Punkte derselben auf die mit dem Zeichenapparat gezogene Kurve, welche den optischen Längsschnitt der entstandenen ersten Teilungswand darstellt, fallen (vgl. Abb. 3). Der optische Durchschnitt der Teilungswand ist also tatsächlich eine Parabel, mithin die Teilungsfläche ein Rotationsparaboloid.

Der Teil der ursprünglichen Sporenwand, welcher der Rhizoidzelle angehört, hat sich gleichfalls gedehnt, vorgewölbt. Auch er wurde aus einer Kugelhaube in der ruhenden Spore in ein Rotationsparaboloid umgebildet. Was die gleichfalls in Abbildung 3

eingezeichnete Konstruktion beweist, die analog der vorher für die Teilungswand geschilderten ausgeführt wurde.

Besieht man sich die neugebildeten Teilungswände in den Sporen, welche in 5%iger Rohrzuckerlösung kultiviert wurden, so fällt sofort ein Unterschied gegenüber der Anlage der Teilungswand in 2.5%iger Zuckerlösung auf. In diesem Falle ist die Krümmung derselben eine viel flachere (siehe Abbildung 4). Auch hier hatte man es mit einem Rotationsparaboloid zu tun. Auch die Stelle, an der die neugebildete Teilungswand an der Sporenwand ansitzt, ist nicht dieselbe. Sie ist im Verhältnis zu der Ansatzstelle in den Sporen in 2.5%iger Zuckerlösung mehr dem

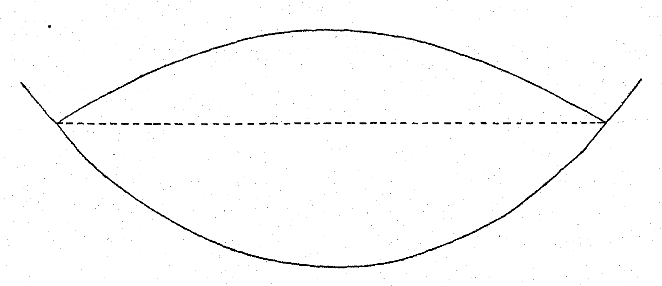


Abb. 5. Längsschnitt durch die Rhizoidmutterzelle in 7,5proz. Rohrzuckerlösung.

Sporenäquator genähert. Auch die Vorwölbung der Sporenaußenwand im Rhizoidzellenteil ist gegenüber dem vorher besprochenen Fall eine geringere und entspricht ebenfalls einem Rotationsparaboloid. Der Nachweis dafür wurde auf dieselbe Weise wie im vorausgehenden Beispiel gewonnen. Die Keimungen in 7.5%iger Zuckerlösung lassen in der Anlage der ersten Teilungswand eine weitere Abflachung der Krümmung erkennen. Die Fläche der Teilungswand ist ebenfalls wieder ein Rotationsparaboloid. Auch hier läßt sich wieder ein Verschieben der Ansatzstelle der neuen Teilungswand an die ursprüngliche Sporenwand weiter in Richtung auf den Äquator zu konstatieren (siehe Abbildung 5). Die Vorwölbung der Außenwand der Rhizoidzelle ist wieder gegenüber derselben im vorigen Falle flacher geworden, aber auch noch paraboloidisch. In 10%iger Zuckerlösung kultivierte Sporen zeigen bei der Neuanlage der ersten Teilungswand wieder eine andere Ausbildung derselben. Die Krümmung wird noch flacher, als es in den keimenden Sporen in 7.5%iger Zuckerlösung der Fall war.

Die Ansatzstelle der neuen Teilungswand ist noch weiter äquatorialwärts verschoben. In den Kulturen mit 10 %iger Rohrzuckerlösung, also mit einem osmotischen Druck von 7.43 Atmosphären, unterbleibt die Ausbauchung des Teiles der ursprünglichen Sporenwand, der der Rhizoidzelle angehört. Sie bleibt eine Kugelhaube (siehe Abbildung 6). Auffällig ist dabei, daß häufig eine starke Speicherung von Stärke in den Chlorophyllkörpern wahrgenommen werden kann. Die Chlorophyllkörper erreichen dadurch ein Mehrfaches ihres normalen Durchmessers.

Der Vollständigkeit wegen sei hier auf die nur in einem Fall erhaltene Teilungswand in den Kulturversuchen in 15 %iger Rohr-

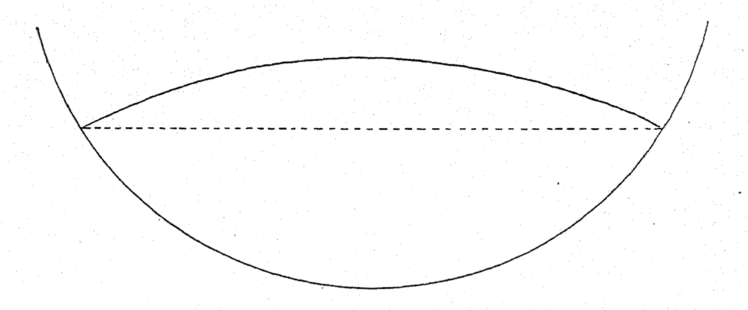


Abb. 6. Längsschnitt durch die Rhizoidmutterzelle in 10proz. Rohrzuckerlösung.

zuckerlösung hingewiesen, wie sie Abbildung 1 zeigt. Hier weicht die Form der entstandenen ersten Teilungswand nur noch sehr wenig von einer ebenen Fläche ab. Auch hier ist die Ansatzstelle der Teilungswand an die Sporenwand noch weiter äquatorialwärts verschoben. Ebenso unterbleibt eine Ausbauchung der Außenwand der Rhizoidzellen.

Zusammenfassend läßt sich folgendes konstatieren: Je höher der osmotische Druck der Kulturflüssigkeit ist, desto flacher wird die gekrümmte erste Teilungswand. Dieselbe ist in jedem Falle ein Rotationsparaboloid. Die Dehnung der Außenwand der Rhizoidzelle nimmt mit der Erhöhung des osmotischen Druckes der Kulturflüssigkeit ständig ab und ist von einem osmotischen Druck von 7.43 Atmosphären nach aufwärts nicht mehr nachzuweisen.

Vergleich der Resultate.

Um Aufschluß darüber zu erhalten, was die verschiedene Ausbildung der Teilungswand in Kulturflüssigkeiten von ungleichem

osmotischen Druck bedeutet, müssen die jeweils entstandenen Tochterzellen miteinander verglichen werden.

Um den Vergleich zu erleichtern, habe ich die Teilungswände, die in den verschiedenen, vorher besprochenen Kulturversuchen

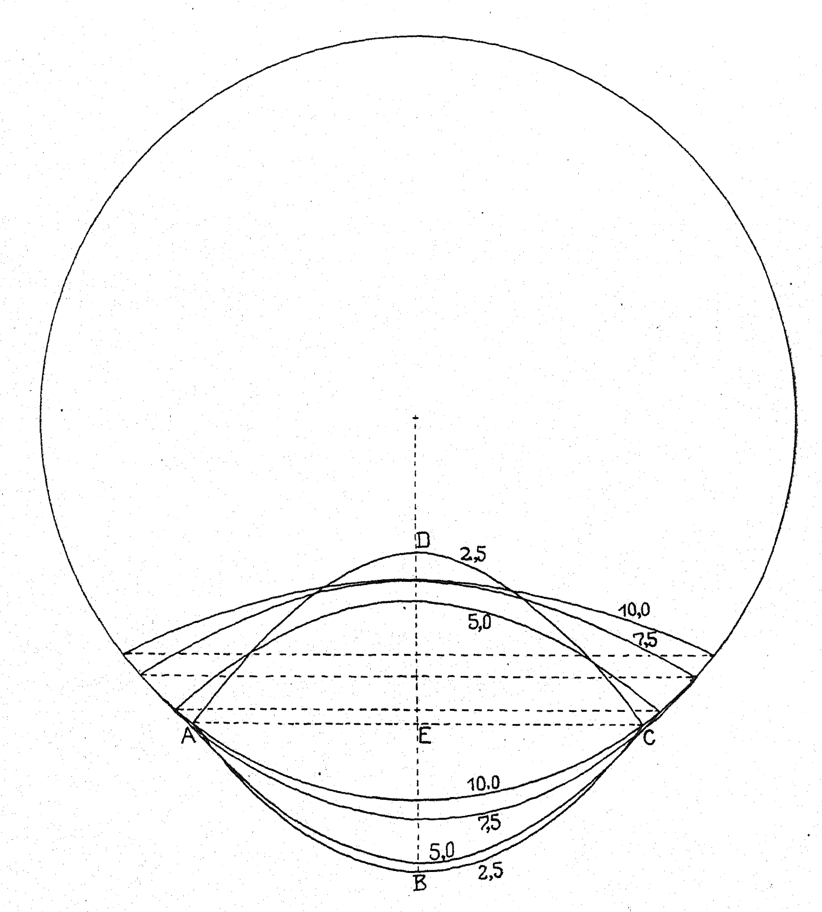


Abb. 7. Erklärung im Text.

entstehen, in ein und dieselbe Spore gezeichnet, die so vergrößert dargestellt ist, daß ihr Radius gleich 100 mm wird (s. Abb. 7).

Um die Zuordnung der äußeren Begrenzung der Rhizoidzelle zur jeweiligen Teilungswand zu kennzeichnen, wurden zu den Kurven die Prozentzahlen der Rohrzuckerlösung gesetzt, in welchen die betreffenden Sporen kultiviert wurden.

Berechnung des Volumens der Rhizoidzelle.

Ich will von sämtlichen Versuchsreihen die Rechnung nur für den Fall, der bei der Kultur in 2.5%iger Rohrzuckerlösung gegeben ist, durchführen und für die übrigen Fälle, die analog berechnet wurden, nur die Resultate angeben. Da es nur auf den Vergleich der Volumina ankommt, berechne ich die Volumina der vergrößerten, mit dem Zeichenapparat gezeichneten Figuren und setze alle Maße in Millimetern ein. Der Inhalt der Rhizoidzelle A B C D in Abbildung 7 ergibt sich als die Summe der Inhalte der beiden Rotationsparaboloide A D C und A B C.

Der Inhalt eines Rotationsparaboloids ist

$$V = \int_{x=o}^{x=a} y^2 \pi dx = \pi p \int_{x=o}^{x=a} x \cdot dx = p\pi \left[\frac{x^2}{2}\right]_{x=o}^{x=a} = \frac{a^2 \pi p}{2}.$$

p ist aus der Parabelgleichung $y = \sqrt{xp}$, $y^2 = px$, $y^2 = pa$ zu errechnen.

Der Inhalt für das Paraboloid A D C ist

$$V_1 = \frac{a_1{}^2 \pi p_1}{2} = \frac{45^2 \pi 60^2}{2 \cdot 45} = 254460 \text{ mm}^3,$$

wobei $a_1 = ED = 45$ mm, $y = AE = 60$ mm ist.

Der Inhalt des Paraboloides A B C ist

$$V_2 = \frac{a_2{}^2 \pi p_2}{2} = \frac{39^2 \pi 60^2}{2 \cdot 39} = 220530 \text{ mm}^3,$$

wobei $a_2 = EB = 39$ mm und $y = AE = 60$ mm ist.

Das Gesamtvolumen der Rhizoidzelle, in 2.5%iger Rohrzuckerlösung kultiviert, ergibt sich somit als

$$V_{2 \cdot 5} = V_1 + V_2 = 474990 \text{ mm}^3.$$

Das Gesamtvolumen der linsenförmigen Zelle

in 5 %iger Zuckerlösung ist $V_5 = 476070$ mm³,
„ 7.5%iger „ $V_{7 \cdot 5} = 498880$ mm³,
„ 10 %iger „ $V_{10} = 480040$ mm³.

Errechnet man aus diesen 4 Volumen den sich ergebenden Durchschnittswert, so ergibt sich

$$1929980 : 4 = 482495 \text{ mm}^3.$$

Setzt man diesen Durchschnittswert V = 1 und vergleicht den jeweiligen tatsächlichen Inhalt damit, so ergibt sich im ersten Fall

$V_{2 \cdot 5} : 1$ wie $474990 : 482495$, also $V_{2 \cdot 5} = 0.985$ V. und
$V_5 = 0.987$ V.
$V_{7 \cdot 5} = 1.03$ V. und endlich
$V_{10} = 0.996$ V.

Es zeigt sich also eine gute Übereinstimmung der Resultate. Die Abweichungen vom Volumenmittelwert sind sicher innerhalb der Fehlergrenzen, die durch Messen und Zeichnen bedingt sind. Es kann also als sicher gelten, daß die Resultate übereinstimmen, d. h. also:

> Bei der Anlage der ersten Teilungswand wird dieselbe unter dem Einfluß der einzelnen Kulturflüssigkeiten von verschiedenem osmotischen Druck so geformt und ihre Lage so bestimmt, daß das Verhältnis der Volumina der beiden entstehenden Tochterzellen ein konstantes ist. Es entspricht in den behandelten Fällen 7.66 : 1.

Wie kann man sich nun die verschiedene Ausgestaltung der Teilungswand und die Verschiebung der Stelle ihres Ansatzes an die Mutterzellwand erklären?

Die Erhöhung des osmotischen Druckes der Kulturflüssigkeit vermindert von Anfang an das osmotische Gefälle zwischen Spore und Kulturflüssigkeit. Dadurch werden die im direkten Zusammenhang mit dem osmotischen Gefälle stehenden Diffusionsvorgänge in der Weise beeinflußt, daß die Quellung der keimenden Spore und damit die Vorwölbung der Stelle der Sporenaußenwand, welche die Außenwand der linsenförmigen Tochterzelle bildet, um so geringer wird, je höher der osmotische Druck der die Spore umgebenden Flüssigkeit ist. Da die Versuche ergeben haben, daß in allen Fällen derselbe Bruchteil des Sporenvolumens bei der Neubildung der ersten Teilungswand abgeschnürt wird, so muß in jenen Fällen, in welchen eine Vorwölbung der Rhizoidzellenaußenwand nicht möglich ist, die Teilungswand flacher werden und die Ansatzstelle derselben infolgedessen sich äquatorialwärts verschieben.

---

25. Theodor Lippmaa: Über Pigmenttypen und ihre Bedeutung für die Anthocyaninfrage.

(Eingegangen am 15. März 1928. Vorgetragen in der Märzsitzung.)

Die anatomische Lokalisation der roten Zellsaftpigmente der Anthocyanin-Gruppe ist schon seit langem Untersuchungsobjekt gewesen. Die Befunde älterer Forscher sind von GERTZ in seiner bekannten Monographie[1]) zusammen mit sehr ergiebigem eigenem Beobachtungsmaterial dargelegt worden, so daß wir gegenwärtig eine im allgemeinen genügende Vorstellung über die hier herrschenden Verhältnisse besitzen. Zudem haben GERTZ[2]) und Verfasser[3]) auch in neuerer Zeit hierauf bezügliche Daten veröffentlicht. Andererseits ist durch eine ganze Reihe von Arbeiten die chemische Konstitution der roten Zellsaftpigmente geklärt worden. Es seien nur die Mitteilungen von GRAFE, COMBES, WHELDALE, MOLISCH, EVEREST, insbesondere aber von WILLSTÄTTER und seinen Mitarbeitern genannt[4]).

Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß über die Funktion der Anthocyanine in der Pflanze immer noch sehr verschiedene Anschauungen herrschen. Aus Raummangel übergehen wir die Besprechung der bekannten älteren Hypothesen von PICK, KERNER, BUSCALIONI u. POLLACCI, STAHL und anderen. Dagegen sollen die Hypothesen von PALLADIN und von K. NOACK etwas näher analysiert werden.

Im Gegensatz zu den Autoren, die die Funktion der Anthocyanine in der Begünstigung und Regulierung gewisser physiologischer Prozesse sahen, die auch dann normal verlaufen, wenn die Anthocyanine abwesend sind, suchten PALLADIN und NOACK die Funktion dieser Verbindungen so zu deuten, daß diese Pigmente notwendige Komponente in gewissen chemischen Prozessen seien, die mit der Atmung (PALLADIN) oder Assimilationstätigkeit (NOACK) verknüpft sind.

---

1) GERTZ, O., Studier öfver Anthocyan, Lund, 1906.

2) GERTZ, O., Botaniska Notiser, 1911, 1914.

3) LIPPMAA, Th., Pigmenttypen bei *Pteridophyta* und *Anthophyta*, Acta Instituti et Horti Bot. Univ. Tartuensis (Dorpatensis), Vol. I, Fasc. 1—3, Tartu, 1926.

4) WHELDALE ONSLOW, M, The Anthocyanin Pigments of Plants, Cambridge, 1925.

PALLADIN ordnete die Anthocyanine anfangs unter die Atmungspigmente ein, überzeugte sich jedoch bald, daß sie mit den letztgenannten nichts Gemeinsames haben. So ist die „Atmungshypothese“ von ihrem Begründer selbst für irrig erklärt worden[1]).

Nach NOACK soll dem System Flavonol-Anthocyanin im Reduktionsprozeß der CO_2-Assimilation eine Funktion zukommen, „wie sie für das System Atmungschromogen-Pigment bei dem Oxydationsprozeß der Zuckerveratmung auf Grund der Untersuchungen von HEINRICH WIELAND als erwiesen angesehen werden kann“[2]). NOACK hat mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit nachgewiesen, daß in den vegetativen Organen anthocyaninbildender Pflanzen jederzeit ein Flavonol vorhanden ist, das in seiner Konstitution mit dem Anthocyanin der betreffenden Pflanze übereinstimmt. Hierauf basierend soll nach NOACK mit der CO_2-Assimilation eine ständige Umwandlung im System Anthocyanin-Flavonol verknüpft sein, und zwar so, daß bei kräftiger Assimilation das Gleichgewicht fast vollständig nach der Seite des Flavonols verschoben ist, bei gehemmter Assimilation aber die Anthocyanine auftreten.

Falls den Anthocyaninen und Flavonolen in der CO_2-Assimilation eine so grundlegende Bedeutung zukommen sollte, ist es wohl berechtigt zu fragen, wie eine derartige Vorstellung mit der Tatsache der Existenz von Chlorophyll enthaltenden Pflanzenarten, die nie Anthocyanine bilden, in Einklang zu bringen sei. Ferner müßte man untersuchen, ob es nicht unter den anthocyaninführenden autotrophen Arten solche gäbe, bei denen in gewissem Alter die Anthocyanine nie (auch nicht bei gehemmter Assimilationstätigkeit und dauernder Belichtung) auftreten, die aber dessenungeachtet infolge ihres Chlorophyllgehaltes assimilieren.

Um die Hypothese von NOACK zu prüfen, waren Angaben erwünscht, die einen Überblick gestatten, wie sich der Anthocyaningehalt bei verschiedenen Pflanzenarten während der Vegetationsperiode bzw. -perioden verändert. Es war also nötig, die Assimilationsorgane der entsprechenden Pflanzen wenigstens dreimal (in ihrem Jugendstadium, im ausgewachsenen und gealterten Zustande) zu untersuchen. Da es wichtig war, möglichst viele Arten in Betracht zu ziehen, so wurde keine quantitative Anthocyaningehaltbestimmung vorgenommen, sondern das Vorhandensein der Zellsaftpigmente durch mikroskopische Be-

1) PALLADIN, W., Biochem. Zeitschr., Bd. 60, 1914, p. 192, 193.
2) NOACK, K., Zeitschr. f. Botanik, 14. Jahrg., Heft 1, p. 73.

obachtungen festgestellt. Untersucht wurden die Pflanzen größtenteils an ihren natürlichen Standorten, und zwar ca. 30 Arten im Nord-Altai, über 200 Arten in Estland und ca. 100 Arten in Finnisch-Lappland.

Es stellte sich heraus (1), daß die „Anthocyaninkurve" bei verschiedenen Arten sehr verschieden verlaufen kann, und (2) daß die „Pigmentkombinationen", die bei einer Pflanzenart auftreten können, für diese ebenso bezeichnend sind, wie bestimmte anatomische oder morphologische Eigentümlichkeiten. Es ist hier nicht möglich, auf alle beobachteten Fälle einzugehen, es seien aber die wichtigsten beschrieben.

1. *Botrychium lunaria*-Typus.

Bezeichnung[1]: [000]. Die Assimilationsorgane sind während der ganzen Vegetationsperiode unter den verschiedensten Außenbedingungen stets anthocyaninfrei. Da auch die anderen Organe der hierher gehörigen Pflanzen nie roten Zellsaft aufweisen und es nicht möglich ist, bei diesen Pflanzen experimentell eine Anthocyaninbildung hervorzurufen, so folgt hieraus, daß dem *Botrychium lunaria*-Typus das Vermögen, Anthocyanin zu bilden, nicht eigen ist. So verhalten sich viele *Nephrodium*-, *Asplenium*-, *Lycopodium*-Arten, *Ginkgo biloba*, *Rhynchospora alba*, *Herminium monorchis*, *Mercurialis perennis*, *Samolus Valerandi*.

2. Permanentroter Typus, *Saxifraga tridactylites*-Subtypus.

Verhält sich wie A [111]. Die Pflanzen bilden reichlich Anthocyanin und sind während der Dauer der Vegetationsperiode rot gefärbt, wobei die gesteigerte Anthocyaninbildung durch die Standortsfaktoren (Trockenheit, Insolation usw.) direkt hervorgerufen worden ist. Beobachtet bei *Salicornia herbacea*, *Geranium robertianum*, *Calamintha acinos* und anderen.

3. *Populus tremula*-Typus.

Verhält sich wie A [1(1)1]. Die Blätter sind im Frühling und Herbst anthocyaninführend, im Sommer grün. Die grünen

1) Da bei einer gewissen Pflanzenart zu bestimmter Zeit die Assimilationsorgane (1) Anthocyanin enthalten können, (2) anthocyaninfrei sein können, wobei sie aber das Vermögen besitzen, dieses Pigment unter gewissen Bedingungen zu bilden, oder (3) das Vermögen, Anthocyanin zu bilden, nicht besitzen, so sind drei Fälle zu unterscheiden, die wir der Kürze wegen durch 1, (1) resp. 0 bezeichnen. Also wird z. B. eine Pflanzenart, die in ihren noch entwicklungsfähigen Blättern Anthocyanin bildet, danach grün wird, das Vermögen, rotes Zellsaftpigment zu bilden, aber beibehält und im Herbst rote gealterte Blätter aufweist, mit A [I(I)I] bezeichnet.

Blätter können jederzeit in Zuckerkulturen zur Anthocyaninbildung veranlaßt werden, besitzen also das latente Vermögen, Anthocyanin zu produzieren. Diese Pflanzen bilden leicht Anthocyanin infolge von Verletzungen, Pilzinfektion usw. Die Herbströtung ist bei ihnen sehr ergiebig. Konstatiert bei vielen Arten. Beispiele: *Populus tremula, Rumex acetosella, Aquilegia vulgaris, Berberis vulgaris, Fragaria vesca, Comarum palustre, Prunus padus, Geranium*-Arten, *Evonymus europaeus, Acer mandshuricum, Acer tataricum, Vaccinium myrtillus.*

4. *Anemone nemorosa*-Typus.

Verhält sich wie A [1(1)(1)]. Die Pflanzen bilden in ihren Assimilationsorganen im Frühjahr Anthocyanin, ergrünen im Sommer und bilden zuletzt auch an gut belichteten Standorten gelbe „Herbstblätter". Hierbei besitzen jedoch die Blätter während der ganzen Lebensdauer das Vermögen, Anthocyanin zu bilden, was u. a. daraus hervorgeht, daß dieses durch Ringelung, infolge von Verletzungen der Blattstiele, in Zuckerkulturen usw. hervorgerufen wird. Konstatiert u. a. bei *Betula humilis, Anemone altaica, A. nemorosa, Koehleria paniculata, Syringa vulgaris, Lonicera xylosteum.*

5. *Betula verrucosa*-Typus.

Verhält sich wie A [1(1)0]. Die Assimilationsorgane bilden anfangs Anthocyanin, ergrünen nachher und verlieren bald vollkommen auch das Vermögen, Anthocyanin zu bilden, weshalb die Herbstblätter stets gelb gefärbt sind. Festgestellt bei *Calla palustris, Betula verrucosa, Juglans mandshurica, Trollius europaeus, Tropaeolum majus* usw.

6. *Rhododendron dahuricum*-Typus.

Verhält sich wie A [1(1)1 . . 1]. Mehrjährige Assimilationsorgane, die anfangs Anthocyanin enthalten, im Sommer grün sind, im Herbst Anthocyanin bilden und überwintern, um im darauffolgenden Jahre wieder zu ergrünen. Die Blätter sind vor dem Absterben in der Regel rot gefärbt. Von den untersuchten Arten verhalten sich so z. B. *Rhododendron dahuricum, Mahonia aquifolium, Andromeda polifolia.*

7. *Pinus silvestris*-Typus.

Tritt auf als A [111 . . 1] + A [000 . . 0]. Sehr sonderbare Verhältnisse ließen sich für *Pinus silvestris* feststellen. Bei Jungpflanzen und Keimlingen enthalten die Kotyledonen, die Primärblätter und die Nadeln der Kurztriebe Anthocyanin. Stark pigmentierte Individuen führen in sämtlichen Zellen des Assimilationsparenchyms violettroten Zellsaft. Die Intensität der Rotfärbung weist auch

hier, wie bei allen vorher genannten Pigmenttypen, deutliche Beziehungen zum Standorte auf. Pflanzen trockener Lokalitäten und solche vom Hochmoor sind braun bis violettrot; dagegen sind junge Pflanzen feuchter, schattiger Stellen im *Pinus*-Walde grün gefärbt. Da die Nadeln der Pflanzen trockener Standorte in allen Entwicklungsstadien Anthocyanin führen und die gealterten Nadeln rot sind, so tritt hier also dieselbe Pigmentkombination auf, wie bei dem *Saxifraga tridactylites*-Subtypus, nur daß bei *Pinus* die Assimilationsorgane mehrjährig sind. — Anthocyaninführende Nadeln lassen sich noch bei Pflanzen beobachten, die 3—4 Jahre alt sind. Bei Bäumen, die bereits Zapfen tragen, verhalten sich die Nadeln der Kurztriebe ganz anders: merkwürdigerweise sind sie stets anthocyaninfrei. Daß den Nadeln das Vermögen, Anthocyanin zu bilden, tatsächlich fehlt, beweisen zahlreiche Beobachtungen, die zum Teil in Estland, zum Teil im Nord-Altai angestellt wurden. Auch unter Außenbedingungen, die der Anthocyaninbildung sehr günstig sind, bleibt der Zellsaft in den *Pinus*-Nadeln farblos. Es ist bekannt, daß viele Hochmoorpflanzen im Winter sehr anthocyaninreich sind. Als Beispiele sollen bloß *Calluna vulgaris*, *Andromeda polifolia*, *Lyonia calyculata*, *Ledum palustre* genannt werden. Dagegen sind die Nadeln erwachsener Exemplare der Hochmoorform von *Pinus silvestris* (f. *turfosa* Woehrl.) in Estland auch im Winter stets anthocyaninfrei. Auch in der *Pinus*-Höhenstufe im Altai, wo im Winter die Blätter von *Rhododendron dahuricum* und *Bergenia cordifolia* auffallenden Anthocyaninreichtum aufweisen, sind die *Pinus*-Nadeln stets frei von roten Zellsaftpigmenten. Allerdings sind die Nadeln der erwähnten *Pinus silvestris*-Bäume bräunlich bis olivgrün gefärbt, jedoch rührt die Färbung nicht von Anthocyanin her, sondern der plasmatische Zellinhalt hat eine bräunliche Färbung angenommen, wobei der Chlorophyllgehalt der größtenteils desorganisierten Chloroplasten gewiß sehr gering ist. Also verhalten sich die Nadeln der erwachsenen Exemplare dem *Botrychium lunaria*-Typus entsprechend, nur sind die Assimilationsorgane bei *Pinus* ja mehrjährig.

Diese eigenartige Pigmentkombination steht vorläufig ganz gesondert da. Ob es noch andere doppelte Pigmentkombinationen gibt, bleibt dahingestellt. Ferner ist unbekannt, in welchem Alter bei *Pinus silvestris* der beschriebene Umschlag — eine Umstimmung — stattfindet.

Weitere vom Verfasser konstatierte Pigmentkombinationen bleiben aus Raummangel an dieser Stelle ungenannt, nur sei erwähnt, daß gegenwärtig 16 verschiedene Kombinationen bei den

anthocyaninführenden Pflanzen beobachtet worden sind[1]. Auch aus den hier mitgeteilten Fällen ist deutlich genug zu ersehen, daß in dieser Beziehung bei den autotrophen *Anthophyta* und *Pteridophyta* große Mannigfaltigkeit herrscht.

Es sei besonders hervorgehoben, daß jede Pflanzenart nur ganz bestimmte Pigmentkombinationen aufweisen kann, so daß z. B. eine Pflanze, die als A [1(1)0] auftritt, nie unter anderen Bedingungen, z. B. als A [111], gefunden wird. Dagegen findet man eine Pflanze, die als A [111] auftreten kann, unter gewissen Außenbedingungen auch als A [1(1)(1)] oder sogar als A [(1)(1)(1)]. So tritt *Vaccinium myrtillus* in Estland als A [1(1)1] und als A [(1)(1)(1)] auf, besitzt also in ersterem Falle anthocyaninführende junge Blätter und ebensolche Herbstblätter, ist aber im Sommer grün, in letzterem Falle ist die Pflanze während der ganzen Vegetationsperiode anthocyaninfrei (so in tiefem Waldschatten). In Lappland kommen an gewissen Standorten (z. B. in *Betula odorata*-, Heide- und -Hainwäldern) dieselben Pigmentkombinationen vor, dagegen tritt die Pflanze in der flachgründigen Tundra als A [111] auf. *Trollius europaeus* verhält sich in Estland wie A [1(1)0]. In Lappland fand Verfasser dieselbe Pigmentkombination.

Da den Pigmentkombinationen A [111], A [1(1)1], A [(1)(1)(1)] gemeinsam ist, daß die Assimilationsorgane jederzeit Anthocyanin zu bilden vermögen, so ist es keinesfalls überraschend, daß an entsprechenden Standorten alle diese Kombinationen bei einer und derselben Pflanzenart auftreten können. Dagegen ist eine Umwandlung dieser Pigmentkombinationen durch äußere Faktoren in die Kombinationen A [1(1)0] oder in [000] nicht möglich. Damit steht im Einklange, daß *Trollius europaeus* sowohl in Estland als auch in Lappland als A [1(1)0], *Epilobium angustifolium* in Estland, Lappland und Altai als A [1(1)1] auftritt usw.

Wenn man diese Befunde mit den anfangs erwähnten Vermutungen von NOACK, denen zufolge dem System Flavonol-Anthocyanin in dem Reduktionsprozeß der CO_2-Assimilation eine Funktion zukommen soll, wie sie für das System Atmungschromogen-Pigment bei den Oxydationsprozessen nachgewiesen ist, in Einklang zu bringen sucht, so erweist es sich, daß dieses ohne Hilfshypothesen nicht möglich ist.

---

1) LIPPMAA, Th., Pigmenttypen bei *Pteridophyta* und *Anthophyta*, Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuensis (Dorpatensis), Vol. I, Fasc. 1—3, pp. 71—229.

Was zunächst den *Botrychium lunaria*-Typus betrifft, so ist es merkwürdig, daß Pflanzen dieses Typus Anthocyanine überhaupt nicht bilden können. Also muß hier der Chemismus der CO_2-Assimilation wohl auf anderen Vermittlern beruhen, als es NOACK vermutet. Da aber von den hierher gehörigen Pflanzen z. B. *Samolus Valerandi* und *Herminium monorchis* ihrer systematischen Stellung nach sich mit Arten vergesellschaftet finden, die Anthocyanine enthalten, so müßte man folgern, daß in einer und derselben Pflanzenfamilie bei den chlorophyllführenden Vertretern die CO_2-Assimilation auf total verschiedenen chemischen Prozessen beruht, was nicht gerade wahrscheinlich klingt. Auf jeden Fall fragt es sich, welche Verbindungen bei den „stets grünen" Pflanzen das System Flavonol-Anthocyanin ersetzen. Bei vielen *Reseda-*, *Potamogeton-*, *Aloë-*, *Haworthia-*, *Equisetum*, *Selaginella*-Arten und Vertretern einiger anderer Gattungen sind die Anthocyanine durch von diesen chemisch weitstehende Hämatokarotinoide ersetzt[1]). Rote Zellsaftpigmente treten bei diesen Pflanzen unter keinerlei Umständen auf. Es stellte sich heraus, daß eine tiefgreifende Übereinstimmung im Auftreten der Hämatokarotinoide und der Anthocyanine besteht, die sich darin äußert, daß sowohl die anatomische als auch die morphologische Lokalisation der genannten roten Pigmente, wie auch die Faktoren, die die Bildung dieser Verbindungen begünstigen oder hemmen, dieselben sind. Diese beachtenswerte Übereinstimmung macht es höchst wahrscheinlich, daß die Funktion der Anthocyanine bei den „vegetative" Chromoplasten bildenden Pflanzen den Hämatokarotinoiden zukommt. Es fragt sich deshalb, ob der Chemismus der CO_2-Assimilation bei den anthocyaninfreien Hämatokarotinoide führenden Pflanzen derselbe ist wie bei dem „stets grünen" *Botrychium lunaria*-Typus. Sind die Hämatokarotinoide daran beteiligt?

Daß bei den Pflanzen, die als A [111] auftreten, die Kohlenstoffassimilation verhältnismäßig gering ist, geht daraus hervor, daß diese Formen oft Hungerformen sind. Dadurch wird aber durchaus noch nicht bewiesen, daß zwischen dem Anthocyaningehalt und der Assimilationstätigkeit die von NOACK vermuteten Beziehungen bestehen.

Der *Populus tremula*-Typus, ebenso der *Rhododendron dahuricum*-Typus, bei denen sowohl in den jungen wie in den gealterten

---

1) LIPPMAA, TH., Das Rhodoxanthin usw., Schriften der Naturforscher-Gesellschaft an der Universität Tartu (Dorpat), Bd. XXIV, p. 77.

Blättern Anthocyanine gebildet werden, scheinen der Anthocyanin-Flavonol-Hypothese keine Schwierigkeit zu bereiten, denn nach NOACK soll die Anthocyaninbildung im jungen und im absterbenden Blatte durch mangelhafte Assimilationstätigkeit verursacht sein. Daß diese Vermutung unbegründet ist, zeigt das Verhalten der Pflanzen des *Anemone nemorosa*-Typus, die in den jungen Blättern Anthocyanin bilden, nachher ergrünen und zuletzt vergilben, ohne das zweite Mal Anthocyanin aufzuweisen. Ohne Zweifel ist die CO_2-Assimilation in den vergilbenden Blättern dieser Pflanzen gering. Trotzdem bilden die Blätter auch bei gut belichteten Exemplaren kein Anthocyanin. Das Vermögen, Anthocyanin zu bilden, ist aber dennoch vorhanden, denn bei solchen Pflanzen, bei denen infolge von Stengelbeschädigung eine Stauung von Assimilaten stattgefunden hat, sind die „Herbstblätter“ rot! Also bieten die Pflanzen des *Anemone nemorosa*-Typus der Hypothese von NOACK ganz unüberwindliche Schwierigkeiten. Nicht anders ist es mit den Vertretern des *Betula verrucosa*- und des *Pinus silvestris*-Typus.

Bei dem *Betula verrucosa*-Typus bildet sich in den jungen Blättern unter hierfür günstigen Bedingungen reichlich Anthocyanin. Nachher ergrünen die Blätter, und da Anthocyanin nie mehr gebildet wird, sind die Herbstblätter ausnahmslos gelb gefärbt. Wenn nach NOACK die Anthocyaninbildung in den jungen Blättern mit der mangelhaften Assimilationstätigkeit in Zusammenhang gebracht wird, so steht mit dieser Erklärung in scharfem Widerspruch, daß die Blätter im Herbst beim Vergilben des Laubes nie Anthocyanin bilden. Bei *Pinus silvestris* enthalten, wie beschrieben, nur die Jungpflanzen Anthocyanin. In einem gewissen Alter bilden die Blätter auch dann nicht Anthocyanin, wenn sie bei gehemmter Assimilation stark belichtet sind. Da dem System Flavonol-Anthocyanin in der Kohlenstoff-Assimilation eine Funktion zugesprochen wird, wie dem System Atmungschromogen-Pigment beim Oxydationsprozeß, so müßte der Chemismus der CO_2-Assimilation hier, falls NOACKs Vermutungen das Richtige treffen sollten, bei einer und derselben Pflanze in verschiedenen Altersstadien grundverschieden sein. Dieses ist kaum zu glauben.

Wenn man außerdem in Betracht zieht, daß es (1) fast von jeder anthocyaninbildenden Art Formen gibt, die sowohl in ihren generativen als auch in den vegetativen Organen anthocyaninfrei sind (weißblühende Formen von *Campanula, Calluna, Hepatica, Orchis, Brunella* usw.) und dessenungeachtet normal assimilieren, daß (2) die Anthocyanine oft in ganz anderen Zellschichten auftreten als die

Chloroplasten (Arten, die Anthocyanin ausschließlich in den chloroplastenfreien Epidermiszellen führen!), oder sogar nur die Zellwandungen imprägnieren, wie es bei den *Musci* der Fall ist, so ergibt es sich, daß die „Assimilationshypothese" unbegründet ist und sehr vielen Tatsachen widerspricht.

Da sich die roten Pigmente im Pflanzenreich aber überaus großer Verbreitung erfreuen, so ist nicht anzunehmen, daß ihr Vorhandensein in den vegetativen Organen der Pflanzen für diese bedeutungslos wäre. Die von allen Pigmentforschern hervorgehobene Tatsache der Abhängigkeit der Anthocyanin- und Hämatokarotinoidbildung von der Lichtwirkung hat die älteren Autoren zur naheliegenden Annahme veranlaßt, daß es sich bei den Anthocyaninen um eine Schutzeinrichtung gegen die schädliche Wirkung allzu intensiver Belichtung handelt. In neuerer Zeit haben GREEN, WENT, EWART, L. LINSBAUER, VAN OYE und andere hierzu wertvolle Beiträge geliefert. Es ist sehr wahrscheinlich geworden, daß die Wirkung der roten Blattpigmente in der positiven Beeinflussung der fermentativen Tätigkeit in den Plastiden und in der Schaffung günstiger Bedingungen für Chlorophyllbildung zu erblicken sei[1]).

Es würde zu weit führen, an dieser Stelle die Tatsachen erwähnen zu wollen, die zu Gunsten einer Lichtschirmhypothese sprechen. Die Arbeiten von PRINGSHEIM, KERNER, KNY, insbesondere aber von EWART[2]) enthalten reichlich diesbezügliche Daten. Immerhin seien hier genannt: (1) die periphere Lokalisation der Anthocyanine und der Hämatokarotinoide; (2) die fast stets ergiebigere (oft ausschließliche) Bildung der roten Pigmente an der stärker belichteten Seite der Pflanze; (3) das reichliche Auftreten von roten Pigmenten in den belichteten Teilen junger Blätter vieler Pflanzen tropischer, temperierter und arktischer Gebiete; (4) das reichliche Auftreten der roten Pigmente zur Zeit, wenn die Lebenstätigkeit durch übermäßige Trockenheit, Salzgehalt des Substrates oder Kälte gehemmt ist.

Man könnte einwenden, daß die Anthocyanine und die Hämatokarotinoide nicht immer in den peripheren Zellschichten auftreten. Auf Grund der vorhandenen Literatur und eigener Untersuchungen kann aber behauptet werden, daß derartige Fälle, wenigstens in unseren Breiten und in Lappland, durchaus ganz vereinzelt vorkommen. Daß die Anthocyanine nicht bei allen Arten in den Epidermiszellen auftreten, ist natürlich keinesfalls überraschend.

---

1) Näheres in LIPPMAA, Th., Das Rhodoxanthin.

2) EWART, A. J., The Effects of Tropical Insolation, Ann. Bot., Oxford, XI, 1897, pp. 439–480.

Zu beachten ist, daß in den Fällen, wo die Mesophyllzellen die roten Pigmente führen, diese wohl stets auf 1—3 äußere Zellschichten beschränkt sind. Merkwürdig genug und mit einer Lichtschutzhypothese übereinstimmend enthalten bei den *Musci*, wo ja die Blattspreite gewöhnlich einschichtig ist, gerade die Zellwandungen die roten und gelben Pigmente. Daß bei gewissen Pflanzenarten die Blattunterseite gerötet ist (z. B. bei *Nymphaea*, *Hydrocharis*, *Victoria* usw.), erscheint vom Standpunkte der Lichtschirmhypothese sehr verständlich, wenn, wie es oft der Fall ist, anfangs gerade diese Blattfläche der Lichtwirkung ausgesetzt ist. In anderen Fällen ist es aber kaum möglich, die Färbung anders zu deuten als es STAHL, GERTZ u. a. versucht haben. Die rote Decke dürfte in diesen Fällen der Wärmeabsorption dienen. Daß die roten Pigmente auch in den vegetativen Organen unter Umständen ganz ohne Lichtzutritt entstehen können, ist bekannt. So enthalten z. B. *Lysimachia vulgaris* und *Vaccinium vitis idaea* in unterirdischen Organen (Rhizomen) Anthocyanin. Diese Fälle sind aber unter den vegetativen Organen seltene Ausnahmen. Es sei auch daran erinnert, daß das Chlorophyll ja ebenfalls bei nicht wenigen Pflanzen auch im Dunkeln sich bilden kann.

Das wichtigste Argument gegen jede Schutzhypothese war bisher das Auftreten der Anthocyanine und der Hämatokarotinoide im absterbenden Laube. Deshalb richtete Verfasser seine Aufmerksamkeit ganz besonders auf die Klärung dieser Frage. Bereits die Ergebnisse der Beobachtungen, die im Jahre 1921 im Altai angestellt wurden, standen in bestem Einklange mit der Arbeitshypothese, nach der eine herbstliche Anthocyaninbildung nur bei solchen Pflanzenarten zu erwarten war, die auch in ihren jungen Blättern oder in den lebenskräftigen, überwinternden Blättern Anthocyanin bilden. Weitere Untersuchungen in Estland und Lappland, die über 300 Pflanzenarten betreffen, bestätigen endgültig diese Annahme.

Also ist folgende Gesetzmäßigkeit konstatiert worden: nur derartige Pflanzenarten können rote (anthocyanin- bzw. hämatokarotinoidführende) „Herbstblätter" bilden, die unter dafür günstigen Bedingungen auch in ihren noch lebenskräftigen Assimilationsorganen diese Verbindungen enthalten.

Vom ökologischen Standpunkte aus ist hiernach eine Erklärung der Herbstfärbung im allgemeinen überflüssig geworden. Ihre Entstehung ist eine rein automatische, größtenteils ganz nutzlose Wiederholung der als Schutzeinrichtung wichtigen Frühlings-

und Winterröte. Sie wird dadurch hervorgerufen, daß die Fähigkeit, Anthocyanin zu bilden, bei diesen Arten bis zum Absterben der Blätter beibehalten wird und daß einige Faktoren, die der Bildung der Trennungsschicht günstig sind, auch die Anthocyaninbildung auslösen.

Da jedoch diese Wiederholung nutzlos ist, so fehlt sie z. B. bei den Vertretern des *Anemone nemorosa-* und des *Betula verrucosa-*Typus. — Daß die Herbstfärbung nicht immer nutzlos zu sein braucht, zeigen Beobachtungen, die im Sommer 1927 in Lappland gemacht wurden. In unseren Breiten (Estland) beginnt die herbstliche Anthocyaninbildung wohl stets zu einer Zeit, wo das Blatt noch reichlich Chlorophyll enthält. Nur kann die Anthocyaninbildung und das Vergilben hier in nicht wenigen Fällen so schnell verlaufen, daß die Blätter sich im Laufe einer Woche oder sogar einiger Tage rot färben und abfallen. Anders verläuft dieser Prozeß im hohen Norden. Die herbstliche Anthocyaninbildung beginnt früh (falls es überhaupt z. B. bei *Vaccinium myrtillus*, *Trientalis* usw. zur Bildung des grünen Stadiums kommt!), so daß die Blätter monatelang gerötet sind, Chlorophyll enthalten und assimilieren. Also kann die „herbstliche“ Anthocyaninbildung hier sicherlich als nicht minder wichtig betrachtet werden, als z. B. die Winterröte bei *Lyonia*, *Ledum*, *Rhododendron* usw. oder die Sommerröte vieler Xerophyten.

Es ist möglich, daß die Herbstfärbung bei gewissen Pflanzenarten nachträglich anderen Aufgaben dienstbar gemacht wurde, denn gerade bei vielen Pflanzen, die fleischige Früchte bilden, ist die herbstliche Rötung besonders augenfällig, was schon längst bekannt ist. Doch muß hervorgehoben werden, daß die Zahl der Arten, die rote Herbstblätter bilden und trockene Früchte besitzen, viel größer ist als die solcher mit saftigen Früchten und roten Blättern. Bei gewissen Pflanzenarten hat wohl auch eine rückschreitende Entwicklung des Pigmentsystems stattgefunden, wobei die Anthocyanine durch eine andere Schutzeinrichtung (Wachsüberzug, Haarbekleidung) ersetzt, oder aber infolge von veränderten Lebensbedingungen überflüssig wurden. Nur so können wir es erklären, daß z. B. *Primula farinosa* nur in den Blütenschäften und Blüten, *Primula officinalis*, *Parnassia palustris*, *Nuphar luteum*, *Caragana arborescens* nur in den Blattstielen, *Majanthemum bifolium*, *Honckenya peploides*, *Chrysosplenium alternifolium* nur im Stengel Anthocyanin bilden, nie in den Blattspreiten.

Botanisches Institut der Universität Tartu (Estland).

---

26. F. J. Widder: Über eine Mißbildung des Blütenstandes von Chrysanthemum leucanthemum Linné.

(Aus dem Institut für systematische Botanik an der Universität Graz.)

(Mit einer Abbildung im Text)

(Eingegangen am 26. März 1928. Vorgetragen in der Märzsitzung.)

Bei einer großen Zahl von Pflanzen mit köpfchenartigen Blütenständen, wie namentlich bei Compositen, sind eigenartige Bildungsabweichungen gefunden worden, die auch unter dem Namen „hen-and-chicken" (Henne und Küchlein) bekannt geworden sind. In diesen Fällen entwickeln sich aus der Achsel der Hüllblätter eines im übrigen meist nicht veränderten Köpfchens an längeren oder kürzeren Stielen ziemlich zahlreiche Seitenköpfchen. Diese manchmal fälschlich als „Füllung" aufgefaßte Erscheinung ist als seitliche Durchwachsung (laterale Prolifikation) jenen Vorkommnissen gegenüberzustellen, bei denen die Durchwachsung zu stockwerkartig übereinander gebauten Blütenständen führt: zentrale (mediane) Prolifikation. Mit ersterer wurde zuweilen eine andere Mißbildung von Compositen-Köpfchen verwechselt, die darin besteht, daß sich in oder nahe der Mitte des Köpfchens Gruppen von Hüllschuppen und auch Blüten in oft recht wechselnder Anordnung vorfinden. Solche, von LINSBAUER[1]) auch durch den Versuch künstlich hervorgerufene Bildungen lassen sich wohl meistens „als Ergebnis einer Entwicklungsstörung durch eine frühzeitige Verletzung des Vegetationspunktes, die durch regenerative Vorgänge ihre Ausheilung gefunden hat"[2]) erklären, — haben also mit der die Durchwachsung bedingenden Entwicklung neuer Seiten- oder Endknospen nichts zu tun. Auch das gleichzeitige Auftreten von lateraler und zentraler Prolifikation in demselben Blütenstande ist — z. B. bei *Scabiosa columbaria* L.[3]) — des öfteren beobachtet worden.

---

1) LINSBAUER, K., Über regenerative Mißbildungen an Blütenköpfchen. Ber. D. Bot. Ges. XXXV, 620—626 (1917).

2) LINSBAUER, a. a. O., 622. Vgl. auch PENZIG, O., Pflanzenteratologie, 2. Aufl., 474, 485, 499 (1921).

3) PENZIG, a. a. O., 462. BÉGUINOT, A., Ereditarietà parziale di una forma prolifera del ciclo di *Scabiosa Columbaria* L. (Ric. cult. sulle var. delle piante, VI.) Atti Real. Ist. Ven. Sc., Lett. ed. Art., LXXIX/2, 355—358, fig. 5 (1920).

Unter den Compositen ist es vor allem *Bellis perennis* L., von dessen „gefülltblütiger"[1]) Form eine Bildungsabweichung unter dem Namen „f. *prolifera* hort." in verschiedenen Sorten gezüchtet wird. Aus der Gattung *Chrysanthemum* sind seitliche Durchwachsungen bisher fast nur von den als „Gartenchrysanthemen" vielfach gezogenen Arten, wie z. B. *Ch. indicum* L., beschrieben worden. Für *Ch. leucanthemum* L., die einheimische Wiesenpflanze,

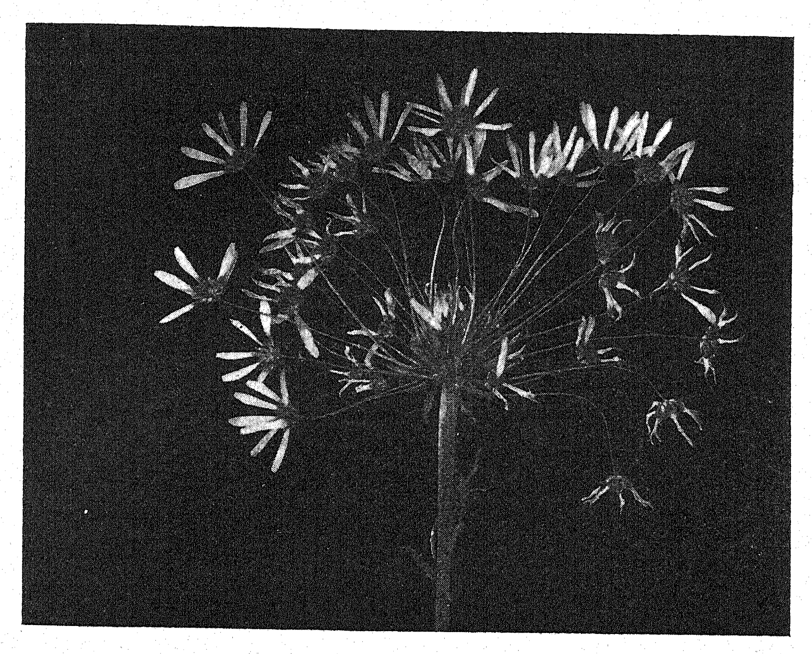


Abb. 1. *Chrysanthemum leucanthemum* f. *proliferum*. Verklein. 1 : 1,6. Näheres im Text.

konnte ich weder in der zusammenfassenden Darstellung von PENZIG[2]), noch in dem mir bisher zugänglichen neueren Schrifttum eine bezügliche Angabe finden — abgesehen von einer kurzen Bemerkung MASTERS'[3]), die sich auf eine dem vorliegenden Fall noch am nächsten kommende Mißbildung bezieht.

1) Es handelt sich natürlich auch hier nicht um eine echte Füllung, sondern um eine mehr oder weniger vollständige Umbildung der Blüten eines Köpfchens in solche mit zungenförmiger oder verlängertröhriger Blumenkrone.

2) PENZIG, a. a. O., 463 ff., 498—499.

3) Gard. Chron. 3. sér. XXXII, 255 (1902): „*Chrysanthemum leucanthemum.* — Dr. MASTERS showed a specimen in which stalked flower heads proceeded from the axils of the leaves all up the stalk."

Die Pflanze, deren Blütenstand in der Abbildung wiedergegeben ist, wurde in Berchtesgaden (B.-Strub, am Wege nach Boschberg, vorbei an Villa Korber, dann rechts Graben, hierauf große Wiese rechts) von Frau M. ANDREE-EYSN Ende September 1922 gefunden und dem Vorstand des Institutes für systematische Botanik an der Universität Graz, Herrn Hofrat Prof. Dr. K. FRITSCH, später getrocknet[1]) eingesendet. Auf dessen Anregung hin durfte ich die jetzt im Herbarium des genannten Institutes aufbewahrte Pflanze untersuchen, wobei sich folgendes herausstellte.

Der unverzweigte Stiel des Hauptköpfchens ist nach obenhin etwas verbreitert und seitlich abgeflacht. Er trägt unter den Hüllblättern eine größere Anzahl dicht gestauchter laubblattähnlicher Gebilde, die allmählich in Hüllblätter von gewöhnlicher Größe und Gestalt übergehen. Zwischen jenen und — soweit erkennbar — auch aus der Achsel von Hüllblättern entspringen insgesamt 36 länger oder kürzer gestielte, durchaus den gewöhnlichen Bau aufweisende, jedoch etwas kleinere, wenigerblütige Köpfchen. Die Stiele dieser Nebenköpfchen sind zumeist 3—6 cm lang, nur wenige sind kürzer; die Mehrzahl ist nackt, schaftartig ausgebildet, einzelne sind aber mit je 1—3 kleinen, 2—3 mm langen Blättchen besetzt. Die Blüten aller Köpfchen sind gut entwickelt. Ob das mittlere (Haupt-) Köpfchen durchaus regelmäßig gebaut ist, läßt sich wegen der etwas mangelhaften Präparierung nicht mit Sicherheit feststellen.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß es sich bei der vorliegenden Pflanze um schwache Verbänderung des Hauptsprosses verbunden mit Stauchung von Laubblättern unter dem endständigen Köpfchen zugleich mit Verlaubung der äußersten Hüllschuppen und schließlich um einfache seitliche Durchwachsung des Köpfchens handelt.

Falls eine Benennung dieser anscheinend recht seltenen Bildungsabweichung für nötig befunden werden sollte, wäre dafür der Name *Chrysanthemum leucanthemum* f. *proliferum* anwendbar.

---

1) Aus diesem Grunde konnte eine Weiterzucht der Pflanze leider nicht in Betracht kommen.

27. G. Friesen: Adventiv-Infloreszenzen bei Bellis perennis als Folge von Verletzungen.

(Mit Tafel VI.)

(Eingegangen am 29. März 1928. Vorgetragen in der Märzsitzung.)

Das Auftreten von Adventivinfloreszenzen bei Kompositen ist eine Erscheinung, die oft beobachtet werden kann; im allgemeinen entstehen diese Adventivbildungen als Durchwachsungen von Einzelblüten durch Verlängerung der Blütenachse oberhalb der Karpiden. Eine derartige Bildungsweise ist unter dem Namen Diaphyse bekannt und wird von PENZIG (1) für *Bellis perennis* ausführlich beschrieben. Die diaphytischen Prolifikationen bei *Bellis* sind aber nicht nur vereinzelte Abnormitäten; es ist gelungen, eine besondere Rasse zu züchten (*Bell. perennis* var. *prolifera*), bei der die Durchwachsungen des primären Köpfchens mit Adventivinfloreszenzen erblich sind und bei jedem Individuum auftreten.

In der vorliegenden Mitteilung soll nun gleichfalls über eine laterale florale Prolifikation der Infloreszenz berichtet werden, die jedoch nichts mit der Diaphyse zu tun hat, sondern infolge von Verletzung des Köpfchens entstanden ist. Als Untersuchungsmaterial diente mir eine leider beschränkte Anzahl von Gänseblümchen — 14 Stück —, die mir in einem Postpaket von Danzig nach Helgoland geschickt wurden. Die Blumen lagen obenauf in dem Paket und waren während der 4 Tage dauernden Beförderungszeit zum Teil sehr stark gequetscht worden. Beim Öffnen des Paketes waren die dunkelroten, gefüllten Köpfchen platt gedrückt, jedoch erholten sich sämtliche Exemplare innerhalb eines Tages, nachdem sie — unter Wasser beschnitten — in Regenwasser mit einem geringen Zusatz von gewöhnlichem Kochsalz gestellt worden waren.

Die Blütenblätter waren dunkelrot, zeigten jedoch teils hellrote, teils sogar rein weiße Färbung der Mittelrippe. Unter den Gänseblumen befand sich ein Exemplar, das außer der häufig zu beobachtenden Fasziation zweier Stengel auch echte Synanthodie der beiden Köpfchen aufwies, so daß hierdurch ein Riesenexemplar einer gefüllten *Bellis*-Pflanze geschaffen war, wie es nur selten zu finden ist. PENZIG erwähnt in seinem Werke bereits das Auftreten dieser Abnormität.

Vier Tage nach dem Empfange wurde das Wasser gewechselt, und weiterhin nur das verbrauchte Wasser von Zeit zu Zeit nachgefüllt. Etwa 2½ Wochen später zeigten sich an einigen Köpfchen Knospen — und zwar meist am unteren Rande —, die sich nach wenigen Tagen zu Adventivköpfchen erschlossen, welche im Gegensatze zu den dunkelroten, dicht gefüllten primären Infloreszenzen weniger dicht gefüllt und von rein weißer Farbe waren.

Fig. 1 und 2 (siehe Tafel VI) zeigen zwei Köpfchen mit Adventivinfloreszenzen; bei dem rechten Exemplare sind die Blütenblätter des primären Köpfchens entfernt, so daß die Insertionsstelle des Stieles eines Adventivköpfchens — dicht über den Involukralblättern des primären Blütenstandes — sichtbar ist.

Daß es sich bei diesen Exemplaren nicht um eine arteigene, spezifische Veranlagung zur Prolifikation handelt, geht daraus hervor, daß von den 14 Exemplaren nur 5 Stück Ausbildung von Adventivinfloreszenzen zeigten. Die Köpfchen mit den Adventivsprossen wurden in zweiprozentiger Formollösung aufbewahrt; leider konnten sie erst 5 Monate später anatomisch untersucht werden. Durch die Überführung von Helgoland nach Braunschweig, und besonders durch das lange Verweilen in der Formalinlösung waren die Blüten so brüchig geworden, daß eine zytologische Untersuchung überhaupt nicht mehr, und die Ausführung von Mikrotomschnitten nur unter größten Schwierigkeiten möglich war.

Zunächst war die Entstehung der Adventivinfloreszenzen an Hand der Mikrotomschnitte zu entscheiden. Es zeigte sich bei sämtlichen Exemplaren, daß die Adventivsprosse direkt aus dem Blütenboden des primären Köpfchens rein vegetativ entstanden waren; in keinem Falle lag eine Diaphyse vor, denn wie aus den Fig. 3, 4 und 5 (s. Taf.) hervorgeht, fehlen überall jegliche Elemente von Blütenteilen in der Insertionszone des Adventivstieles, die bei Diaphyse vorhanden sein müßten; ebenso zeugt der glatte Verlauf der Gefäßbündel aus dem Blütenboden in den Stiel von dem Fehlen jeder Diaphyse. Fig. 5 zeigt ein Stück der Insertionsstelle bei starker Vergrößerung; besonders deutlich zeigt sich hier der Verlauf der Gefäßbündel, die als schwarzer Strang hervortreten.

Die beigefügten Figuren (3—6) sind Vergrößerungen nicht retuschierter Mikrophotogramme, die auf 4½×6 Platten hergestellt wurden.

Wenn auch die Anlage eines sekundären Meristems im Blütenboden des primären Köpfchens nicht erkennbar ist, so ist sie doch selbstverständlich, zumal ja das Kompositenköpfchen eine ge-

stauchte Blütenachse darstellt, in der naturgemäß latente Vegetationszonen angehäuft vorhanden sind. Bei den vorliegenden Exemplaren muß also die Quetschung während des Transportes die Aktivierung einiger Vegetationspunkte im Blütenboden bewirkt haben. Es ist allerdings besonders beachtenswert, daß die sekundären Knospen sich zu Infloreszenzen entwickelten und nicht vegetative Sprosse bildeten, zumal es sich — wie die Figuren zeigen — um Sprossungen aus dem vegetativen, primären Blütenboden handelt. Entweder bedingte also die Entstehungsstelle, der Blütenboden, als Organ, das zur Ausbildung generativer Teile prädestiniert ist, die Erzeugung neuer Infloreszenzen, oder es liegt etwa eine Art Regeneration der generativen Fortpflanzungsorgane zum Ersatz der durch die langanhaltenden Quetschungen zur Vermehrung möglicherweise unbrauchbar gewordenen Infloreszenzen vor.

Die letzte Annahme findet eine Stütze in dem Befunde, daß die Adventivinfloreszenzen fertil waren. Fig. 6 zeigt auf den vier fast median getroffenen Fruchtknoten die Griffel. Auffällig ist die bei allen Adventivköpfchen auftretende, abnorm lange Streckung des Blütenbodens; sie gibt ein anschauliches Bild von der phylogenetischen Entstehung des Köpfchens durch Stauchung der die Blüten tragenden Sproßachse.

Adventivbildungen sind in fast allen Familien des Pflanzenreiches beobachtet worden. Es ist eine bekannte Tatsache, daß gerade Verletzungen imstande sind, die Ausbildung von Adventivsprossen zu veranlassen. So berichtet z. B. FIGDOR (2) über Versuche mit Blättern von *Bryophyllum crenatum*, die nach Schnittverletzungen an den verletzten Stellen Wurzeln und Sprosse als reine Adventivbildungen erzeugen. FIGDOR gibt an, daß bei den fünf Arten des Genus *Bryophyllum* Anlagen von Knospen und Wurzeln an „präformierten Stellen der Blätter“, und zwar in der Kerbe des Blattrandes auftreten, die unter gegebenen Bedingungen durch Entwicklung zu selbständigen Pflanzen eventuell der Erhaltung der Art dienen. Nach Versuchen dieses Autors löst Unterbrechung der in den Gefäßbündeln verlaufenden Leitungsbahnen Adventivgebilde aus; nirgends konnten „vorgebildete Vegetationspunkte an den Rändern oder anderen Partien der Blätter beobachtet werden“.

Diese Angabe stimmt mit den vorliegenden Beobachtungen an *Bellis perennis* sehr gut überein und gibt der vorher geäußerten Annahme eine Stütze, daß durch die tiefgreifenden Verletzungen der primären Köpfchen — eventuell durch die von FIGDOR für *Bryophyllum* angegebene Unbrauchbarmachung der Gefäßbündel —

die Infloreszenz nicht nur für ihren Zweck der Fortpflanzung untauglich gemacht, sondern auch die Ausbildung fertiler Ersatzinfloreszenzen verursacht wurde.

Jedenfalls hat die beobachtete Bildung von Adventivinfloreszenzen auch nichts mit der als „hen-and-chicken daisy" bekannten Zuchtform von *Bellis* zu tun; denn einmal ist bei diesen Formen die primäre Infloreszenz meistenteils ungefüllt, so daß durch die Ausbildung zahlreicher Adventivinfloreszenzen erst eine Füllung des primären Köpfchens vorgetäuscht wird, und weiterhin traten bei den beobachteten Exemplaren Adventivinfloreszenzen nur vereinzelt auf; die Höchstzahl betrug an einem Köpfchen vier, während an den anderen 4 Exemplaren nur 1—3 Adventivköpfchen entstanden waren.

Von besonderer Bedeutung ist die rein weiße Färbung der Adventivinfloreszenzen; da nicht festgestellt werden konnte, ob die vorliegende *Bellis*-Art eine durch wiederholte Kreuzungen hochgezüchtete Kulturrasse oder als eine durch Mutation entstandene Art anzusprechen war, muß die Frage nach der Erklärung der plötzlich auftretenden Weißfärbung offen bleiben; es kann sich ebenso gut um eine Sproßvariante, wie um einen Rückschlag nach der Farbe früherer Kreuzungseltern handeln.

Leider ließen sich infolge zeitlicher Beschränkung nicht Kulturversuche mit Samen aus primären und sekundären Infloreszenzen anstellen, und ebenso war auch der Züchter der vorliegenden *Bellis*-Pflanzen nicht zu ermitteln. Jedoch hoffe ich, in späterer Zeit von experimentellen Untersuchungen über die Bildung von Adventivinfloreszenzen bei *Bellis perennis* berichten zu können.

Braunschweig, Botanisches Institut, im März 1928.

Literaturverzeichnis.

1. PENZIG, Teratologie.
2. FIGDOR, Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 1918.

Figurenerklärung zu Tafel VI.

Fig. 1 und 2: Adventivinfloreszenzen bei *Bellis perennis*.

Fig. 3 und 4: Mikrotomschnitte durch die Insertionsstellen einiger Adventivinfloreszenzen. a = Stiel des Adventivköpfchens; b = Blütenboden des primären Köpfchens.

Fig. 5: Ausschnitt aus der Insertionszone bei starker Vergrößerung.

Fig. 6: Schnitt durch eine Adventivinfloreszenz.

---

28. K. Gemeinhardt: Beiträge zur Kenntnis der Diatomeen.

(Aus der Biologischen Abteilung der Preuß. Landesanstalt für Wasser-, Boden- und Lufthygiene, Berlin-Dahlem.)

(Mit Tafel VII.)

(Eingegangen am 30. März 1928. Vorgetragen in der Aprilsitzung.)

V. Von den Gallertporen einiger Diatomeen.

Im vierten Teil dieser Beiträge gab ich der Meinung Ausdruck, daß eine Sichtbarmachung der durch die jungen (Röhren-) Poren der Synedren zur Ausscheidung gelangenden Gallerte durch geeignete Färbung an fixiertem Material, wie es bei einigen zentrischen Planktondiatomeen möglich ist, nicht gelingen dürfte, weil der normale Ringporus sich in zu großer Nähe dieser jungen Poren befindet. Bei anscheinend schon länger festsitzenden Individuen ist auch festzustellen, daß sie mit dem Pol bis über die Stellen der normalen Ringporen in einem dicken Gallertpolster stecken (Taf. VII, Fig. 1). Andere dagegen, wohl erst kürzere Zeit am Substrat haftende, sitzen oft nur mit dem Pol auf den kleinen Polstern auf, die dann auch nach ihrer Entstehung getrennte kleine Häufchen darstellen (Fig. 2). In beiden Fällen scheint die Gallerte nur wenig färbbar zu sein; wenigstens bei normaler Färbdauer nahmen diese Gallertpolster durch Haemalaun eine höchstens schwach lila, manchmal — anscheinend bei besonders alten — sogar nur schmutzig braunlila Färbung an.

Durch Abstreifen vom Substrat (Algen wie Oedogonien, Cladophoren) zwischen den Fingern versuchte ich die Synedren von den Gallertpolstern zu trennen, um an den anhaftenden Resten die Austrittsstellen der Gallerte zu finden, und ließ das abgestreifte Material direkt in das Fixiermittel tropfen. Als Fixiermittel verwendete ich BOUINsche Lösung, ZENKERs Sublimatgemisch, reinen Alkohol oder auch Formol, da es hier nur auf die möglichst schnelle Härtung der Gallerte ankam. Einen wesentlichen Unterschied in der Fixierung der G a l l e r t e konnte ich nicht feststellen. Gefärbt wurde meistens mit Haemalaun, da Versuche mit Methylenblau und Safranin nicht befriedigten.

An dem durch Abstreifen gewonnenen Material konnte gesehen werden, daß die Haftgallerte nicht nur durch die bekannten Ringporen ausgeschieden wird, sondern sowohl an den Ecken, die

gewöhnlich die früher beschriebenen „Hörnchen“ tragen, als auch an den Polen selbst, an denen sich also feine Poren befinden müssen (Fig. 3—8).

In manchen Fällen konnten sogar die Gallertpfropfen in den Poren gesehen werden (Fig. 5b); durch die dunkle Farbe des Pfropfens sind die Poren hier leichter zu erkennen als in Schalenpräparaten. Es zeigte sich dabei wieder, daß anhaftende Reste des alten Gallertpolsters nur mangelhaft gefärbt wurden, während die nach dem Abstreifen anscheinend frisch ausgetretene Gallerte („ausgeblutete“), die oft kleine Tröpfchen bildete, sich tief blau färbte.

Ich kann demnach V. CHOLNOKY nicht darin beipflichten, daß die Gallerte der Synedren chemisch anders zusammengesetzt sein müsse, als die der Cymbellen und Gomphonemen, bzw. daß die der letzteren aus anders gearteten oder anders funktionierenden Poren stamme, sondern meine vielmehr, daß die Gallerte durch das Wasser je nach ihrem Alter in verschiedener Weise verändert wird.

Eine durch besondere Färbbarkeit erkennbare Anhäufung von Gallerte bzw. Plasma in der Nähe der Poren im Innern der Zelle konnte ich nicht beobachten.

Nach meinen Beobachtungen möchte ich jetzt (s. hierzu Beitrag IV, S. 574) fast annehmen, daß der „normale“ Ringporus an der Gallertausscheidung kaum noch beteiligt ist, wenn erst neue Poren am Pol sich gebildet haben; auffälligerweise konnte ich nämlich nur selten aus dem Ringporus einen solchen Austritt frischer Gallerte beobachten (Fig. 3). Daß er andererseits an der jungen Schale allein arbeitet, war an anscheinend eben getrennten Tochterzellen zu sehen (Fig. 6).

Diese tiefblau gefärbten Tröpfchen erinnerten mich an die von KARSTEN an den freien Zellenden von *Brebissonia Boeckii* nach Färbung mit Methylenblau beobachteten, intensiv blau gefärbten Pünktchen, die ihn zur Entdeckung des unweit des Schalenrandes liegenden Gallerttüpfels führten, den er dann an beiden Polen feststellte, und „der die Gallertausscheidung aus dem Zellplasma gestattet und die Ansatzstelle der Stiele vorzeichnet“.

Das von KARSTEN als besonders interessant bezeichnete Austreten von Gallerte an den freien Enden von *Brebissonia Boeckii* führte mich dazu, auch bei den Synedren solche Gallerttröpfchen an den freien Enden zu suchen und auch zu finden; sie wurden interessanterweise an den „Ecken“ der Zellen, wo die „Hörnchen“

sitzen, beobachtet, oder bei eben geteilten Zellen an dem jungen Porus (Fig. 8 u. 9).

Diese an normalem, also nicht in „Regeneration" befindlichem Material von *Synedra affinis* f. *typica*, *Synedra affinis* var. *obtusa* Hust. und *Synedra ulna* gemachten Beobachtungen scheinen m. E. zu zeigen, daß außer dem Ringporus fast immer junge Poren vorhanden und an der Gallertausscheidung beteiligt sind. Diese rücken dann in der früher beschriebenen Art bei Eintritt der „Regeneration", d. h. des sekundären Wachstums, auf die Schale, verwandeln sich über Röhrenporen in Ringporen und Streifenpunkte oder vermögen „Sägen" zu bilden.

Bei *Achnanthidium brevipes* (Agardh) Cleve gelang es mir an lange Bänder bildenden Kolonien bisher nicht, die Gallertausscheidungen sowohl an der Unterschale, an deren Ecken die von KARSTEN zuerst beschriebenen Gallertporen sitzen, als auch an der Oberschale, die an den Ecken häufig die von mir beschriebenen Röhrenporen trägt, einwandfrei für diese beiden Stellen festzustellen; lediglich kann bestätigt werden, daß der breite Gallertfuß, mit dem die festsitzenden Individuen am Substrat haften, an einer Ecke der Unterschale sich befindet.

Obgleich die zellenverbindenden Gallertausscheidungen bei *Diatoma* schon von SCHÜTT, O. MÜLLER und anderen eingehend beschrieben wurden, habe ich Kolonien von *Diatoma elongatum* erneut daraufhin untersucht, ob nicht auch hier an den Polen mehrere Poren auftreten. Ich erinnere daran, daß bei *Diatoma vulgare* der Porus sehr verschieden weit vom Pol liegt, deutlich sichtbar ist und nach meinen Beobachtungen ebenfalls in der Mehrzahl vorhanden sein kann (vgl. Beitrag IV). Bei *Diatoma elongatum* dagegen ist auch in Medien mit hohem Brechungsindex ein Porus kaum auszumachen.

Wenn auch die meisten der hunderte von mir daraufhin betrachteten Gallertpolster zwischen den Zellen von *Diatoma elongatum*[1]) keinen Anhalt für das Vorhandensein mehrerer Poren am Pole ergaben, sondern oft nur die von SCHÜTT und O. MÜLLER beschriebenen Doppelmenisken zeigten, so glaube ich doch, daß aus einigen der wiedergegebenen Bilder solcher Polster und Zellenden, von denen die Hauptmasse des Polsters abgerissen ist, auf das Vorhandensein mehrerer, wenigstens zweier Poren geschlossen werden könnte (Fig. 10 b, c und f).

---

1) Die Präparate von *Diatoma elongatum*, die ich Herrn Dr. KRIEGER verdanke, waren ebenfalls mit Haemalaun gefärbt.

Daß bei der Zellteilung die Poren an den jungen Schalen ziemlich genau gegenüberliegen können, zeigt die Figur 10e; dasselbe Bild und auch die Figuren 10c und f scheinen einen zweiten Porus am Scheitelpunkt der Schale anzuzeigen. Im allgemeinen konnte hier die Abgrenzung zweier aneinander stoßender Gallertpolster durch die stärkere Färbung der Oberfläche erkannt werden, woraus aber nicht unbedingt auf eine andere Zusammensetzung der äußeren Partien der Gallertpolster geschlossen werden kann.

Bei *Asterionella* glaubte VOIGT zwischen den Strahlen der Sterne ein als Fallschirm ausgespanntes Netz von Gallerte gefunden zu haben. Schon EINAR NAUMANNs Nachprüfung konnte diese Angabe nicht standhalten. Trotz Anwendung verschiedener Fixierungs- und Färbemethoden, Färbung mit Methylenblau in vivo und auch durch Beobachtung lebenden Materials in Tusche konnte auch ich nichts von diesen Gallerthäuten entdecken. Lediglich kleine Gallertpolster an den Berührungsstellen der Zellen halten die Sterne zusammen. Durch Auseinanderreißen kamen an den Trennungsstellen gewöhnlich zwei stark färbbare Gallertzapfen zur Ansicht (Fig. 11a). Wurden gerade fertig geteilte Zellen getrennt, so war an der jungen Schale nur ein tropfenförmiges Gallerthäufchen zu sehen (Fig. 11b). Die Größe und die den Einzeltröpfchen gleiche Färbbarkeit der Doppelzapfen könnte m. E. als ein Hinweis auf eine zweifache Durchbrechung durch Poren angesehen werden.

Bei einer länger als 25 Jahre in Alkohol konservierten, ozeanischen Planktonprobe, die sonst zu zytologischen Untersuchungen kaum noch verwendbar war, waren die Gallertausscheidungen an Kolonien einer *Thalassionema* (etwa 100—120 μ Zellenlänge) sehr gut fixiert und gaben mit Haemalaun eine ausgezeichnete Färbung. Die Gallertausscheidungen an Zellenden, die durch Abreißen der nächsten Zelle frei geworden waren, erinnern stark an die bei Synedren beobachteten und lassen m. E. oft deutlich mehrere Austrittsstellen erkennen, so daß bezüglich der Neubildung der Gallertporen wohl ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie ich sie für die Synedren und andere Diatomeen annehme (Fig. 12). Die Angabe SCHROEDERs, daß die Menge der die Kolonien zusammenhaltenden Kittgallerte oft so klein ist, daß sie nicht festgestellt werden kann, glaube ich bei allen von mir untersuchten Diatomeen in sehr vielen Fällen bestätigen zu können.

Endlich noch eine Bemerkung bezüglich der systematischen Einreihung der Gattung *Peronia*, die durch die von mir bei *Peronia erinacea* beschriebenen Poren begründet erscheint. Anschließend

an HUSTEDTs Veröffentlichungen über die Raphen und Poren der Eunotiaceen könnte man in *Peronia erinacea* einen weiteren Schritt der Entwicklung sehen, die von den Eunotiaceen zu den Naviculaceen führt. Dementsprechend haben HUSTEDT sowohl als auch HEIDEN-KOLBE in ihren neuen Systemen die Gattung *Peronia* mit den Eunotiaceen in Verbindung gebracht. Sie besitzt noch Porenorgane und ihre Raphen haben *Eunotia*-Charakter, sind aber bereits nach der Mitte der Schale verlagert. Allerdings sind meistens die Raphenäste nur auf einer Schale ausgebildet, was, wie ich früher ausführte, auch rückschrittliche Bedeutung haben kann, und auf einen Zusammenhang mit den Achnanthaceen und die systematische Stellung der Gattung *Peronia* zwischen den Achnanthaceen und den Naviculaceen hinweist.

Schrifttum.

CHOLNOKY, B. v., Beiträge zur Kenntnis der Bacillariaceen-Kolonien. Hedwigia, Bd. LXVII. 1927.

—, —, Untersuchungen über die Ökologie der Epiphyten. Arch. f. Hydrobiologie, Bd. XVIII. 1927.

GEMEINHARDT, K, Beiträge zur Kenntnis der Diatomeen. I—IV. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1926 und 1927.

HEIDEN-KOLBE, Die marinen Diatomeen der Deutschen Südpolarexpedition. Deutsche Südpolarexpedition, Bd. VIII. 1928 (i. Druck).

HUSTEDT, FR., Untersuchungen über den Bau der Diatomeen. I. Berichte d. Deutsch. Bot. Ges. 1926.

—, —, Die Kieselalgen Deutschlands usw. RABENHORSTs Kryptogamen-Flora. 1927.

KARSTEN, G., Die Diatomeen der Kieler Bucht. 1899.

MÜLLER, OTTO, Kammern und Poren in der Zellwand der Bacillariaceen. II. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1899.

NAUMANN, EINAR, Die Gallertbildungen des pflanzlichen Limnoplanktons. Lunds Universitats Årsskrift. Bd. 21 Nr. 5. 1925.

SCHRÖDER, B., Untersuchungen über Gallertbildungen bei Algen. Verh. des Naturh.-Mediz. Vereins zu Heidelberg. 1902.

SCHÜTT, FR, Bacillariales (in ENGLER-PRANTL, Natürl. Pflanzenfamilien). 1896.

—, —, Zur Porenfrage der Diatomeen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1900.

STEUER, A., Leitfaden der Planktonkunde. 1911.

Figurenerklärung zu Tafel VII.

Fig. 1. *Synedra affinis* var. *obtusa* Hust. bis über die Poren im Gallertpolster sitzend.

Fig. 2. *Synedra affinis* var. *obtusa* Hust. auf frischen Gallertpolstern aufsitzend.

Fig. 3—5. Die am Substrat haftenden Enden von *Synedra affinis* var. *obtusa* Hust. nach gewaltsamer Ablösung; frisch ausgetretene Gallerte zeigt den Sitz der Poren an und wird stark gefärbt. Reste des alten Polsters färben sich nur schwach.

Fig. 6. *Synedra ulna*, junge Zelle; an der neuen Zellwand nur am Ringporus Ausscheidung von Gallerte.

Fig. 7. Wie 3—5, jedoch von der Schalenseite.

Fig. 8. Beide Enden einer eben fertig geteilten Zelle von *Synedra affinis* var. *obtusa* Hust. Unten das Ende, das am Substrat festsaß, oben das freie Ende. Auch am freien Ende Gallertabscheidungen; an der alten Schale nur am Pole (bei den jungen Poren), an den jungen Enden an dem eben gebildeten (Ring-) Porus.

Fig. 9. Beide Enden von *Synedra affinis* f. *typ*

Fig. 10. *Diatoma elongatum*.

a) Kette mit einfachen und doppelten Gallertpolstern.

b), c), e), f) Polster stärker vergrößert, die teilweise mehrere Poren an einem Ende wahrscheinlich machen.

d) Zwei im Winkel mit den Schalenseiten aneinander geheftete Köpfe, so daß diese in der Ansicht fast ganz mit Gallerte bedeckt erscheinen.

Fig. 11. *Asterionella formosa*.

a) Zwei aus dem Stern gelöste Zellen, deren Gallertausscheidungen zwei Poren anzudeuten scheinen.

b) In Teilung begriffene Zellen eines zerrissenen Sternes, unteres freies Ende wie a), oberes, einer von der anderen Tochterzelle getrenntes, läßt die Gallertausscheidung am jungen Porus erkennen.

Fig. 12. *Thalassionema* spec.

a) Kolonie mit Gallertausscheidungen, die an den freien Enden mehrere Poren (ähnlich *Synedra*) anzeigen.

b) Mehrfach verzweigte Kolonie, deren eines freies Ende ebenfalls nach der Form der Gallertausscheidung mehrere Poren vermuten läßt.

c) Vergrößerte Wiedergabe dieses freien Poles.

29. E. Bachmann: Die Beziehungen der Knochenflechten zu ihrer Unterlage.

(Mit 1 Abbildung im Text.)

(Eingegangen am 14. April 1928. Vorgetragen in der Aprilsitzung.)

Unter dem gleichen Titel habe ich bereits vor acht Jahren[1]) die Ergebnisse einer Untersuchung bekanntgegeben, die in dem Satze gipfeln, daß die drei Flechten *Bacidia albescens*, *Lecidea goniophila* und *Caloplaca pyracea* nicht imstande seien, die Knochensubstanz chemisch aufzulösen, wie das seitens der endolithischen Kalkflechten mit dem kohlensauren Kalk geschieht.

Diese durch größtes Lösungsvermögen ausgezeichneten endolithischen Kalkflechten gehören durchweg zu den Verrucariaceen. Deshalb habe ich die Untersuchung noch einmal aufgenommen, als mir durch gütige Vermittelung des Herrn HERMANN ZSCHACKE in Bernburg ein Exemplar der aus Ungarn stammenden *Verrucaria submuralis* Nyl. auf Knochen geschickt worden war.

Sie bildet auf der stark rissigen Oberfläche eines von einem größeren Säugetiere herrührenden Röhrenknochens einen dünnen, schwärzlichen Überzug, dem einige Perithezien als kleine, schwarze Kügelchen beigemengt sind. Um die Flechte mikroskopisch untersuchen zu können, habe ich zwei kleine, von ihr bedeckte Knochenstückchen mittels der Skalpellspitze abgesprengt und drei Tage lang in 1 ccm Salpetersäure, die mit dem neunfachen Raumteil reinen Wassers verdünnt worden war, unter öfterem Umschütteln stehengelassen. Hierauf wurden die erweichten Knochenstückchen einen Tag lang in einer geeigneten Vorrichtung mit Wasserleitungswasser ausgespült, nach dem Entwässern in Paraffin eingebettet, zuletzt in 10 μ dicke Schnitte zerlegt und nach dem Färben mit Hämatoxylin in Glycerinlösung aufbewahrt. Folgende Tatsachen konnten an den Präparaten festgestellt werden:

---

1) BACHMANN, E., Die Beziehungen der Knochenflechten zu ihrer Unterlage. Botan. Centralbl., Abt. II, 50, p. 368—79. Jena 1920. (9 Textabbildungen.)

Die fast kugeligen, von dicken, braunschwarzen Seitenwänden und heller, dünner Sohlwand eingeschlossenen Perithezien stehen der Knochensubstanz stets unmittelbar auf. Ihre Sohlwand ist meist eben, wie die Knochenoberfläche selbst, nie entsendet sie Rhizoiden in die Unterlage. Manchmal sieht man unter ihr zellenerfüllte Spalten von dreieckigem oder dick linienförmigem Querschnitt. Jene gehen höchstens bis zur Mitte der Knochenplatte, diese meistens durch ihre ganze Dicke. Sie sind aber nicht mit fadenförmigen Hyphen, wie sie den rhizoidalen Teil der endolithischen Kalkflechten zusammensetzen, erfüllt, sondern mit einem Paraplektenchym isodiametrischer, braunwandiger Zellen.

In der Nachbarschaft der Perithezien ist das Lager immer durch größere Mächtigkeit ausgezeichnet, ausnahmsweise sogar aus 2 Stockwerken, wie Fig. 4 zeigt, zusammengesetzt. Gewöhnlich besteht es aus zwei deutlich getrennten Schichten, einem braunen, großzelligen Paraplektenchym, dem „Mark" (M in Fig. 1) und der Gonidienschicht (G). Jenes ist bis 61,9 μ mächtig und wird von einer schwarzbraunen, 7—14,5 μ mächtigen „Grenzschicht" (Gr) bedeckt, die dem Mark zuzurechnen ist, jedoch sich von ihm durch die Dickwandigkeit ihrer wesentlich kleineren Zellen unterscheidet. Ihre Zellstruktur ist nur bei stärkerer Vergrößerung und hellster Beleuchtung, am besten nach Anwendung von Aufhellungs- oder Bleichmitteln erkennbar. Dann zeigt sich, daß sie aus 1—2 Lagen isodiametrischer Zellen von etwa 7 μ Durchmesser zusammengesetzt ist. Dagegen besteht das unter ihr gelegene braune Mark aus vier- bis sechseckigen, in senkrechten Reihen angeordneten, bis 20 μ langen, bis 11 μ breiten, inhaltsleeren Zellen. Ihre Wände sind zweischichtig: die äußere, etwa 0,5 μ dicke Lamelle sieht braun aus, die innere, wenigstens 1 μ dicke, ist farblos und wird nur bei Betrachtung mit engster Blende sichtbar. Dieses großzellige Gewebe füllt alle Unebenheiten der Knochenoberfläche aus, dringt z. B. bei r in Fig. 1 in eine dreieckige, 25,5 μ tiefe, oben 18,2 μ weite Vertiefung des Knochens ein und erfüllt sie völlig mit Zellen, die nur 5—7 μ Durchmesser haben, sonst aber den andern Markzellen gänzlich gleichen. An der linken Seite des Präparats endigt das braune Markgewebe mit stumpfer Spitze in einem Spalt zwischen der inneren Knorpelplatte i und der äußeren a und umschließt ringsum einen kleinen Splitter (s) des ehemaligen Knochens. Bedeckt ist es nur mit einer kurzen Ausbreitung der von einigen farblosen Hyphen überzogenen Grenzschicht. Seitwärts davon, auf der Knorpelplatte a, ist ein 87,4 μ langer und 15—25,5 μ hoher Hügel der Gonidienzone mit Algenzellen, die in 1—2 Schichten angeordnet

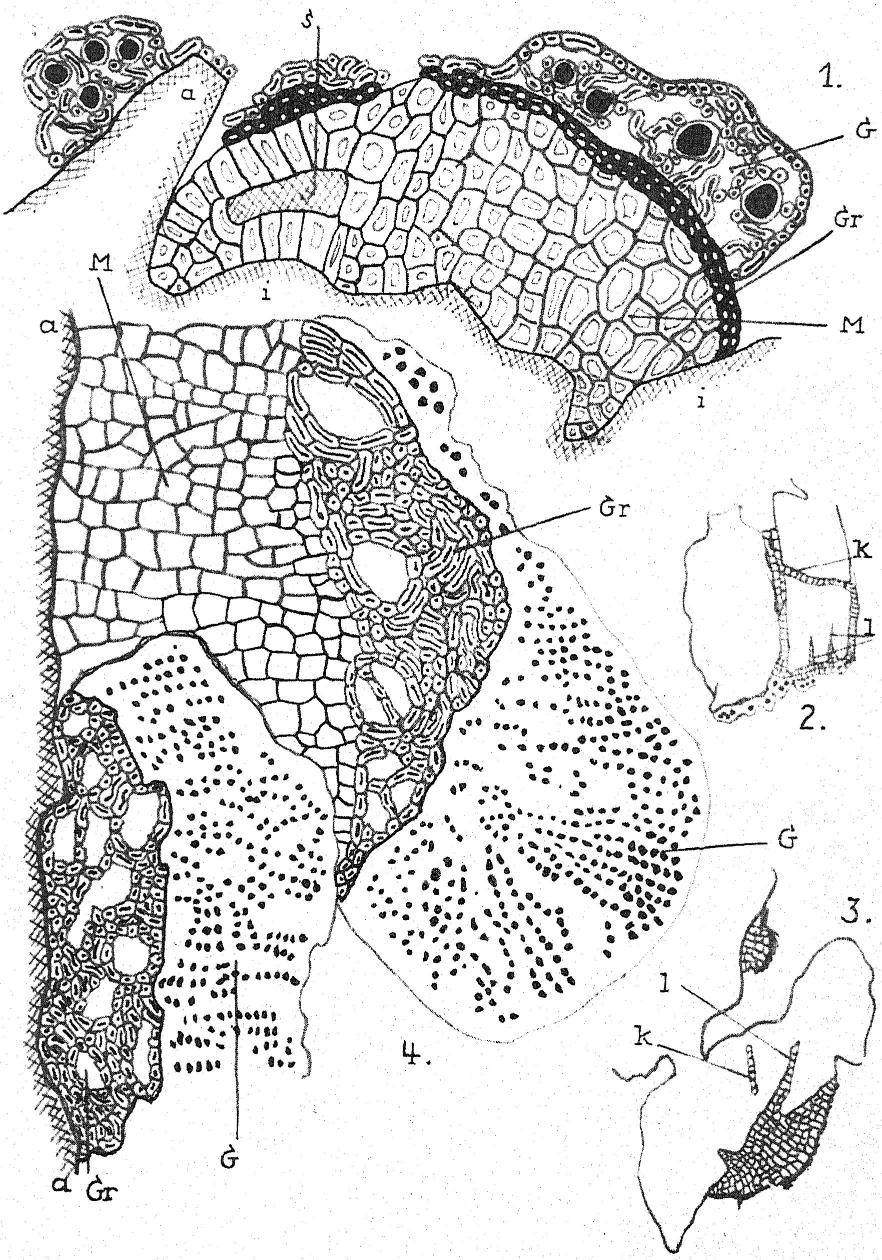


Fig. 1. Lager von gewöhnlicher Beschaffenheit. G = Gonidienzone, Gr = Grenzschicht, M = Mark, i = innere, a = äußere Knochenplatte, s = Knochensplitter inmitten des Marks. 500 : 1. — Fig. 2. Zwei übereinanderliegende Knochenplatten mit Flechtenausbreitungen. l = keilförmige Spaltenausfüllungen, k = kanalförmige Ausfüllung. 110 : 1. — Fig. 3. Zwei übereinanderliegende Knochenplatten mit älteren Flechtenlagern. 160 : 1. — Fig. 4. Lager in zwei Stockwerken aus der Nachbarschaft eines Peritheziums. a a′ = obere Grenze der Knochenplatte.

sind, aber ohne das braune Mark. Wahrscheinlicher darf dieses kleine Gebilde deshalb gar nicht als ein Teil des Lagers von *Verrucaria submuralis* angesehen werden, sondern ist ein in Entwicklung begriffenes Soredium irgendeiner anderen Flechte. — Nach außen ist der *Verrucaria*thallus durch eine einschichtige Lage von runden oder tangential gestreckten, 3—4 μ dicken Hyphenzellen lückenlos, aber nicht durch eigentliche Rinde geschlossen. Der unter ihr befindliche Raum wird, soweit er nicht von Gonidien eingenommen ist, durch kugelige Umhüllungszellen und gestreckte Überbrückungshyphen ausgefüllt, jedoch nie vollständig.

Da in Röhrenknochen die Knochensubstanz in konzentrischen Lagen angeordnet ist, tritt bei deren Verwitterung leicht eine Trennung derselben in Platten von etwa 70 μ Dicke ein (Fig. 2), die auch in den entkalkten Querschnitten als Rechtecke von genannter Dicke sichtbar sind. Haben sich auf ihren Dach- und Seitenflächen erst einige Lagen des braunen, stellenweise von dünner Gonidienschicht überlagerten Marks angesiedelt, so senden diese spitzendigende, keilförmige Fortsätze parallel mit den Längsseiten bis zu 50 μ tief ins Innere der Unterlage (l), oder kanalartige (k) Markausbreitungen durchdringen die Knorpelplatte der Quere nach. — Auch das kommt vor, daß das braune Mark mit seinem gitterartigen Zellgewebe flach grubenartige Vertiefungen der Dachfläche bis zu 80,7 μ Niveauunterschied gänzlich ausfüllt bis auf einige zungenförmige, nach oben vorspringende Auswüchse der Knorpelplatte. Vorkommnisse dieser Art könnten den Verdacht erwecken, daß sich das Flechtengewebe in die Knochensubstanz eingefressen hätte, wenn es nicht leicht wäre, an Querschnitten durch alte verwitterte, aber flechtenfreie Röhrenknochen ebensolche Oberflächenunterschiede aufzufinden, wie sie an dem flechtenbewachsenen Knochen gefunden worden sind. Auch Kanäle bis zu 12 μ Weite sieht man durch die gesunde Knochenmasse ziehen; in ihnen haben offenbar Blutgefäße gelegen.

Später nehmen die Markausbreitungen auf freien Knochenoberflächen an Dicke beträchtlich zu, indem ihre Schichtenzahl auf 3—8 und selbst mehr steigt (Fig. 3). Der Markhügel auf der oberen Knochenplatte (o) ist bei 139,5 μ Länge 77,5 μ hoch geworden, der auf der unteren (u) ist 62×30 μ groß. In den Spalten (l) habe ich nie mehr als 2 Zellschichten übereinander gezählt. Allein auch diese geringe Zunahme muß eine Erweiterung des Spaltes bewirkt haben. Damit ist sogleich das Gefüge gelockert worden, und somit läßt sich für *V. submuralis* zwar eine mechanische,

aber keine chemische Einwirkung auf ihre Unterlage feststellen. Die Gonidienschicht über beiden Markkörpern war sehr dünn, stellenweise unterbrochen und ist gar nicht mitgezeichnet worden.

Sehr mächtig entwickelt zeigt sie sich in dem durch Fig. 4 veranschaulichten Lager. Es stößt unmittelbar an ein reifes, sporenreiches, 217 μ hohes, bis zur Mündung mit Lagermasse bedecktes Perithezium, dessen Sohlfläche der Knochenplatte direkt aufsitzt. Die höchste Spitze des Lagers liegt nur 187 μ über der gleichen Knochenplatte. Von dieser Gesamtmächtigkeit kommen 81 μ auf das braune, großzellige Mark (M), 31 μ auf die Grenzschicht (Gr) und 75 μ auf die Gonidienschicht (G). Die Zellen des braunen Marks sind 5—12 μ groß, gestreckte bis 21,5×5 μ. In den großen isodiametrischen Zellen kommt auf die braune Außenlamelle 0,5 μ, auf die farblose Innenlamelle 2 μ, auf die leere Höhlung 7 μ. In den kleineren betragen diese drei Größen 0,5, 1 und 2 μ. Auffallend ist die Anordnung der Zellen in senkrechten Reihen. — Die Grenzschicht des Marks breitet sich kissenähnlich über der fast ebenen Oberfläche des braunen Marks aus und besteht, im Querschnitt gesehen, aus mindestens ebensoviel gestreckten wie rundlichen Zellen mit 3—4 μ Durchmesser und höchstens 0,5 μ dickem Plasmakörper. Ihre Wände sind hellbräunlich gefärbt und lassen keine scharfe Grenze zwischen Außen- und Innenlamelle erkennen. Alle Zellen sind aufs innigste miteinander verschmolzen, bevorzugen keine besondere Richtung, so daß das Gewebe in seinem Bau dem des Hypotheziums vieler Flechtenfrüchte ähnelt, abgesehen von den in ihm auftretenden Lücken; die größte unter ihnen mißt 31×14,4 μ.

Der linke Abhang dieses Kissenquerschnittes ist mit einer 1—2schichtigen Gonidienzone bedeckt, deren Gonidien auffallend groß sind (bis 7 μ). Über dem rechten Abhang ist sie bis 75 μ mächtig und höckerartig erhöht; in ihr liegen die Gonidien bis zu 20 Schichten übereinander, sind an nicht wenig Stellen ganz auffallend in radialen Reihen angeordnet und durch Kleinheit ausgezeichnet (vorherrschend 4 μ). Das weist darauf hin, daß in dieser Region außerordentlich lebhafte Teilungen stattgefunden haben müssen. — Noch reicher ist der Hügel an kaum 3 μ großen, rundlichen Umhüllungszellen mit ihren 0,5 μ großen Protoplasten. Überall, wo die Gonidien enger beisammenliegen, bilden sie ein lückenloses Gewebe, das bis an den Außenrand reicht, ohne aber zu einer deutlich differenzierten Rinde zu werden. Das Innere läßt höchstens an 6 Punkten Lücken von mäßiger Größe erkennen.

Das ganze Gewebe hat demnach nicht die geringste Ähnlichkeit mit dem vieler Laubflechten, deren Gonidienzone und Mark durch größte Lockerheit und Lückenhaftigkeit ausgezeichnet sind.

Diese Gonidienzone samt ihrer Grenzschicht bildet das zweite Stockwerk des Lagers und greift über mehr als die Hälfte des tieferen Stockwerkes hinüber. Dieses besteht aber nur aus der lückenreichen Grenzschicht und der Gonidienzone; das braune, großzellige Mark fehlt gänzlich. Jene ist 132 μ lang, bis 36,7 μ mächtig und enthält 11 Lücken, von denen die größte $25{,}7 \times 11{,}1$ μ mißt, ist aber übrigens genau so beschaffen wie die oben beschriebene Grenzschicht. Überlagert wird sie von einer 55 μ mächtigen Gonidienzone, deren oft in senkrechten Reihen angeordneten, kleinen Algenzellen 4—13schichtig übereinanderliegen und ebenfalls in ein fast lückenloses Gewebe kleiner Umhüllungszellen eingebettet sind. Auch die Begrenzung nach außen ist ebenso wie in dem großen Gonidienhügel: Zellen, die sich von den Umhüllungszellen kaum unterscheiden, liegen in 2—3 Schichten, selten in einer einzigen, in lückenloser Vereinigung über den Gonidien.

Aus diesem Bau des Thallus geht hervor, daß *Verrucaria submuralis* Ngl. keine endolithische Kalkflechte ist, daß sie nicht in die Verwandtschaft der *V. calciseda*, sondern in die der *V. aethiobola* gehört. Die Verrucarien der ersten Art haben eine zartfädige Rhizoidenzone mit der Fähigkeit, Kalziumkarbonat aufzulösen, die der zweiten Art besitzen alle das braune, gitterähnliche Mark, das sich in verschiedener Mächtigkeit über Quarz und kristallinischen Schiefern ausbreitet. Die der ersten Art zeigen, nachdem der Kalk aufgelöst worden ist, an der Unterseite der ein dünnes Häutchen bildenden Gonidienschicht einen Bart zartester Fädchen, die der zweiten Abteilung ein zusammenhängendes, dickeres Häutchen ohne alle Anhänge an der Unterseite. Diesen Thallusbau habe ich noch gefunden bei *V. aquatilis* Mudd., *chlorotica* Ach., *elaeomelaena* Mass., *laevata* Lght., *latebrosa* Körb., *margacea* Wahlenb., *praetermissa* Anzi, *rheitrophila* Zschacke.

Bezeichnenderweise behält der Thallus von *V. aethiobola* Wahlenb. diese Beschaffenheit, wenn er auf Kalk übergeht. An einem von Arnold in seinen Lich. Mon. exs. unter Nr. 129 herausgegebenen Exemplar und an einem zweiten aus der Umgebung von Hildburghausen stammenden konnte ich unter der dünnen 1—3schichtigen Gonidienzone ein 68—73 μ mächtiges, großzelliges, braunes Mark als zusammenhängende Schicht nachweisen, aber keine Spur von kalklösenden Rhizoiden. Sie ist eine rein

exolithische Flechte gleich der kalkbewohnenden *Sarcogyne regularis*[1]). Ebenso steht es mit *Verrucaria submuralis* Ngl., und darum ist sie gar nicht geeignet, die Frage zu lösen, ob kalklösende Flechten auch in Knochen eindringen können. Sie kann nur entschieden werden, wenn eine Flechte aus der Verwandtschaft der *V. calciseda* auf Knochen gefunden wird.

---

1) BACHMANN, E., Der Thallus der deutschen *Sarcogyne*arten. 1 Tfl. Hedwigia 67, 131–140. Dresden 1927.

---

30. R. Schaede: Über ein Phlobaphen in den Wurzeln der Platane.

(Eingegangen am 14. April 1928. Vorgetragen in der Aprilsitzung.)

Ende Dezember 1927 wurde im Botanischen Garten in Breslau eine etwa 90 Jahre alte Platane (*Platanus acerifolia*) gefällt, deren Stumpf ausgegraben und zerkleinert wurde. Dabei trat in den untersten Teilen des Stammes und besonders in den Wurzeln, die übrigens gesund waren, eine rote Färbung des Holzes zutage, die so stark war, daß die Stücke wie mit frischem Blut übergossen aussahen. Am intensivsten war die Färbung des Wurzelholzes, weiter nach oben hin in der Stammbasis verlor sie sich allmählich. Beim Trocknen des Holzes wurde die Färbung blasser und glich etwa hellem Ziegelrot. Auch die Rinde war rötlich, doch blaß, sie wurde indessen beim Trocknen braun, wie das bei Gerbstoff führenden Rinden die Regel ist.

Radial gespaltene Stücke ließen schon mit bloßem Auge als Sitz des Farbstoffes die Markstrahlen erkennen. Dies bestätigte die mikroskopische Untersuchung des frischen Holzes. Die Zellen der Markstrahlen waren größtenteils mit Stärke erfüllt, einige enthielten neben dieser auch Farbstoff, andere letzteren allein und waren dann ganz ausgefüllt mit einer tiefroten Masse. In den Holzparenchymzellen war gelegentlich auch ein wenig Farbstoff zu finden. Die Membranen waren immer ungefärbt.

Um die Natur der fraglichen Substanz festzustellen, wurden Holzstücke getrocknet, geraspelt und die Extraktion versucht. In destilliertem Wasser ist der Farbstoff wenig löslich, setzt man aber eine ganz geringe Menge Alkali — etwa Kalilauge — zu, so erfolgt die Lösung schnell. Dabei verändert sich jedoch der Farbstoff, denn sein reines Rot geht in Rotbraun über und bei stärkerem Zusatz von Kalilauge in reines Braun. Gibt man zu einer verdünnten braunen Lösung Salzsäure, so schlägt die Farbe in gelb um und kann durch Zusatz von Alkali wieder in braun verwandelt werden. Eine schwach alkalische, klar filtrierte Lösung ist nicht haltbar. Es entsteht eine Trübung sowie ein Niederschlag, und auf der Oberfläche zeigt sich, wie auf abgestandenem russischen Tee, eine irisierende Haut, die nach Schütteln zu Boden sinkt, um

sich alsbald neu zu bilden. Dieses Verhalten ließ eine Gerbstoffverbindung vermuten. Zusatz von Eisenchloridlösung hat in der Tat vollkommene Schwärzung zur Folge.

Sehr leicht löslich ist der Farbstoff, und zwar rein rot in Äthyl- und Methylalkohol, in Propylalkohol dagegen schon weniger. Unlöslichkeit besteht in Äther, Benzin, Benzol, Schwefelkohlenstoff, Chloroform. Auch der alkoholische Extrakt zeigt die Schwärzung mit Eisenchlorid.

Aus der Lösung in Äthylalkohol wurde der Farbstoff in Substanz gewonnen. Beim Eindampfen in einer Porzellanschale gleicht seine Farbe geronnenem Blute, und es bildet sich eine amorphe dunkelrote Masse. Diese läßt sich in Wasser zwar lösen, doch erfolgt sofort eine Trübung, und ein Niederschlag fällt langsam aus, also die gleichen Erscheinungen wie bei der erwähnten Lösung des Farbstoffes unmittelbar aus dem Holz in alkalisch gemachtem destilliertem Wasser.

Aus dem Verhalten gegenüber Eisenchlorid kann man wohl mit Sicherheit auf eine Gerbstoffverbindung, ein Phlobaphen, schließen. Um Einblick zu erhalten, wieviel davon vorhanden ist, wurden 5 g nicht sehr stark gefärbten Holzes extrahiert. Daraus wurden 0,303 g Farbstoff gewonnen, also rund 6 %. Angesichts dieser immerhin beträchtlichen Menge und dem Vorkommen in den Markstrahlzellen, die als Speicher für die Stärke dienen, möchte man annehmen, die in Rede stehende Substanz sei nicht lediglich ein Nebenprodukt des Stoffwechsels, sondern vielleicht Reservestoff. Indessen darf nicht unerwähnt bleiben, daß vor dem Fällen des Baumes mehrere Wochen lang sehr strenger Frost herrschte, was mit dem Auftreten des Farbstoffes möglicherweise in Zusammenhang stehen kann.

Zur Kontrolle wurde in den ersten Tagen des April 1928 von einer anderen Platane, die nahe bei der gefällten stand, von der gleichen Art und gleichaltrig war, eine Wurzel entnommen. Ihr Holz war weiß und wurde nach einigen Tagen, feucht aufbewahrt, an der Schnittfläche leicht bräunlich. Die frische Rinde zeigte eine schwach rötliche Färbung, die an beschädigten Stellen schnell in dunkelbraun überging. Dieses Verhalten entspricht dem anderer gerbstoffhaltiger Pflanzenteile. Von jenem roten Farbstoffe aber und seinen geschilderten Eigenschaften war nicht die Spur zu finden.

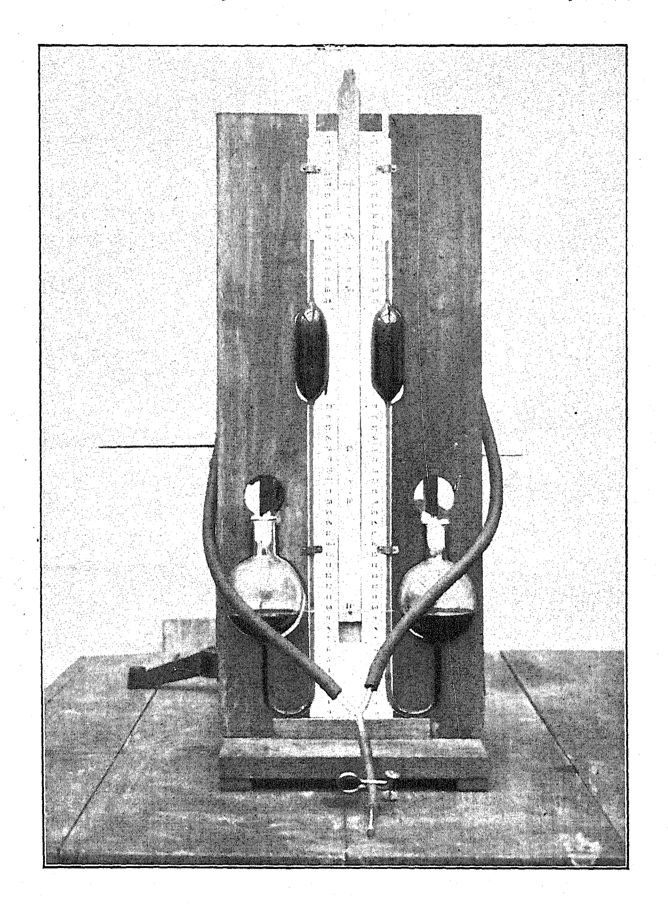
Die Untersuchung der chemischen Zusammensetzung des letzteren muß dem Fachmanne überlassen bleiben. Stücke des Holzes werden aufbewahrt und an Interessenten gern abgegeben

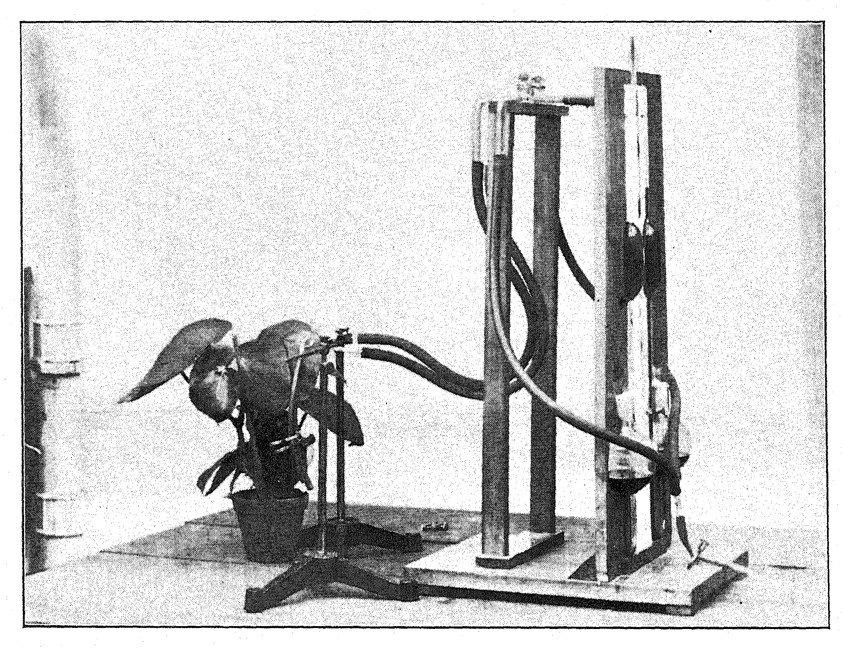
In der Literatur konnte ich nichts über ein Vorkommen des beschriebenen Stoffes bei der Platane ermitteln und hoffe, daß diese Mitteilung zu weiteren Beobachtungen Veranlassung gibt. Erst wenn man über die näheren Umstände und Bedingungen des Auftretens Genaueres weiß, wird man über die Rolle des Phlobaphens im Stoffwechsel der Platane und in verwandten anderen Fällen Klarheit erlangen können.

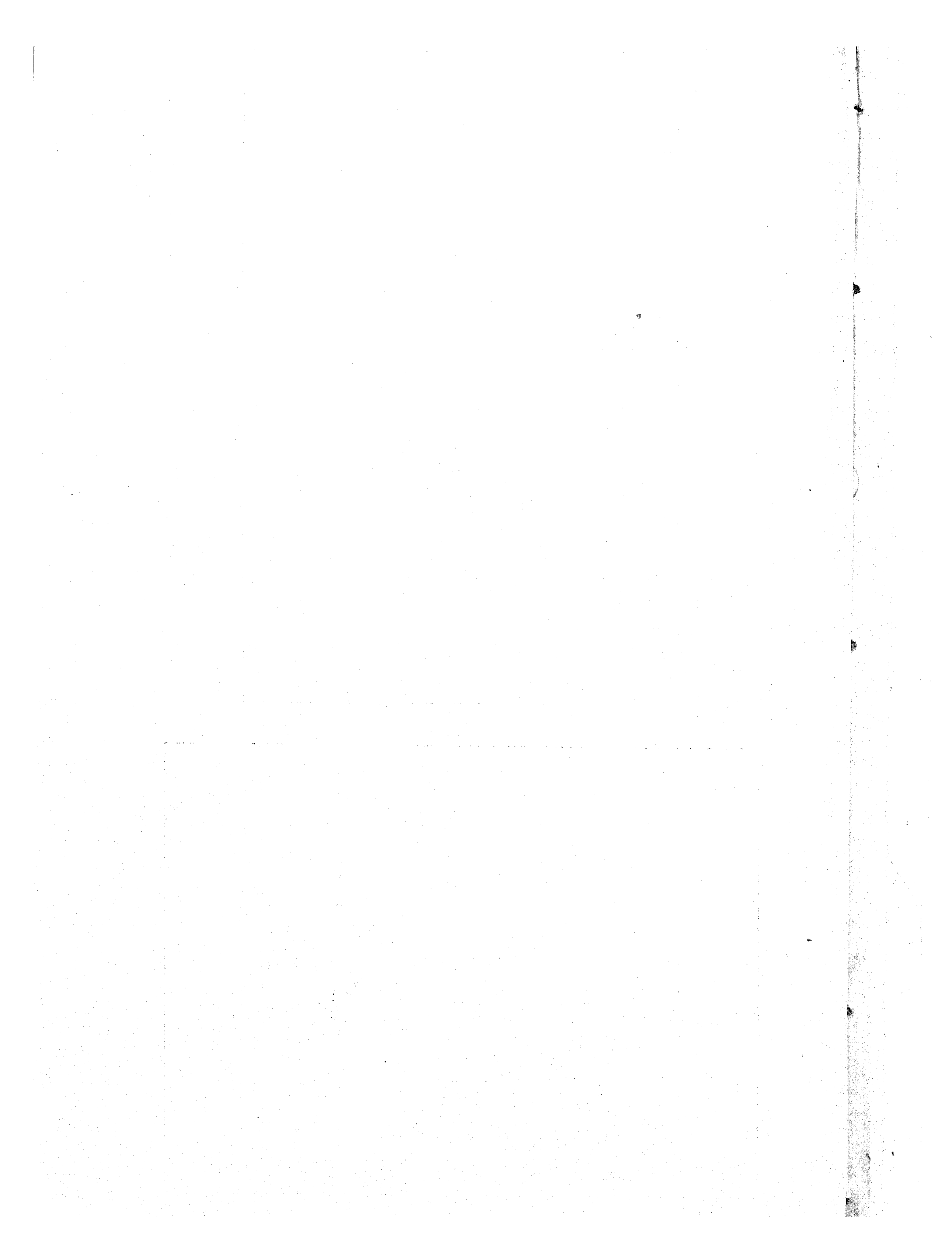
Breslau, Pflanzenphysiologisches Institut, April 1928.

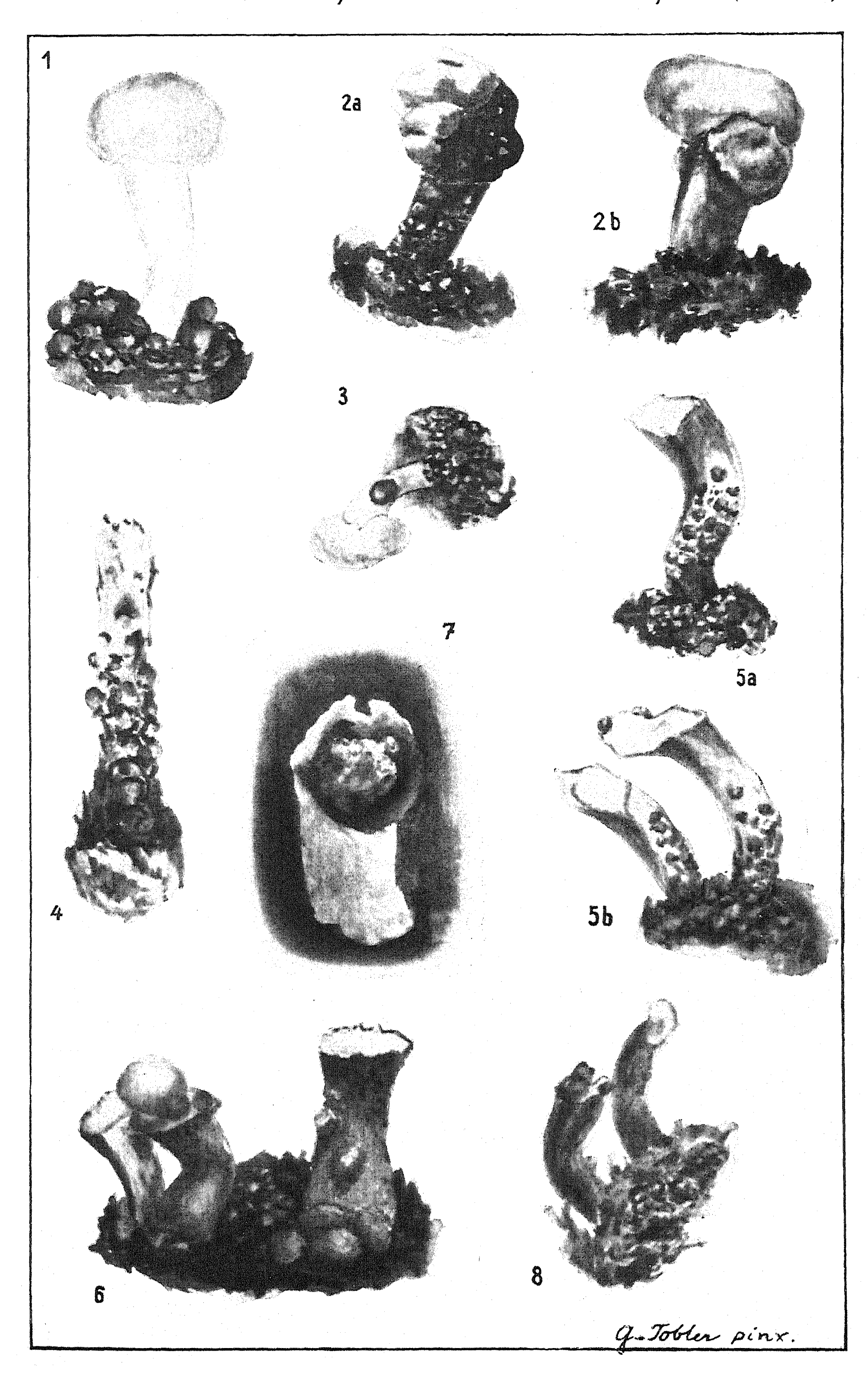
Literatur.

CZAPEK, F., Biochemie der Pflanzen. Bd. 3. 1921. S. 487.
MÖBIUS, M., Die Farbstoffe der Pflanzen. 1927. (LINSBAUER, Handbuch der Pflanzenanatomie. 1. Abt. 1. Teil. Bd. 3.)
MOLISCH, H., Mikrochemie der Pflanzen. 2. Aufl. 1921.
TUNMANN, O., Pflanzenmikrochemie. 1913.

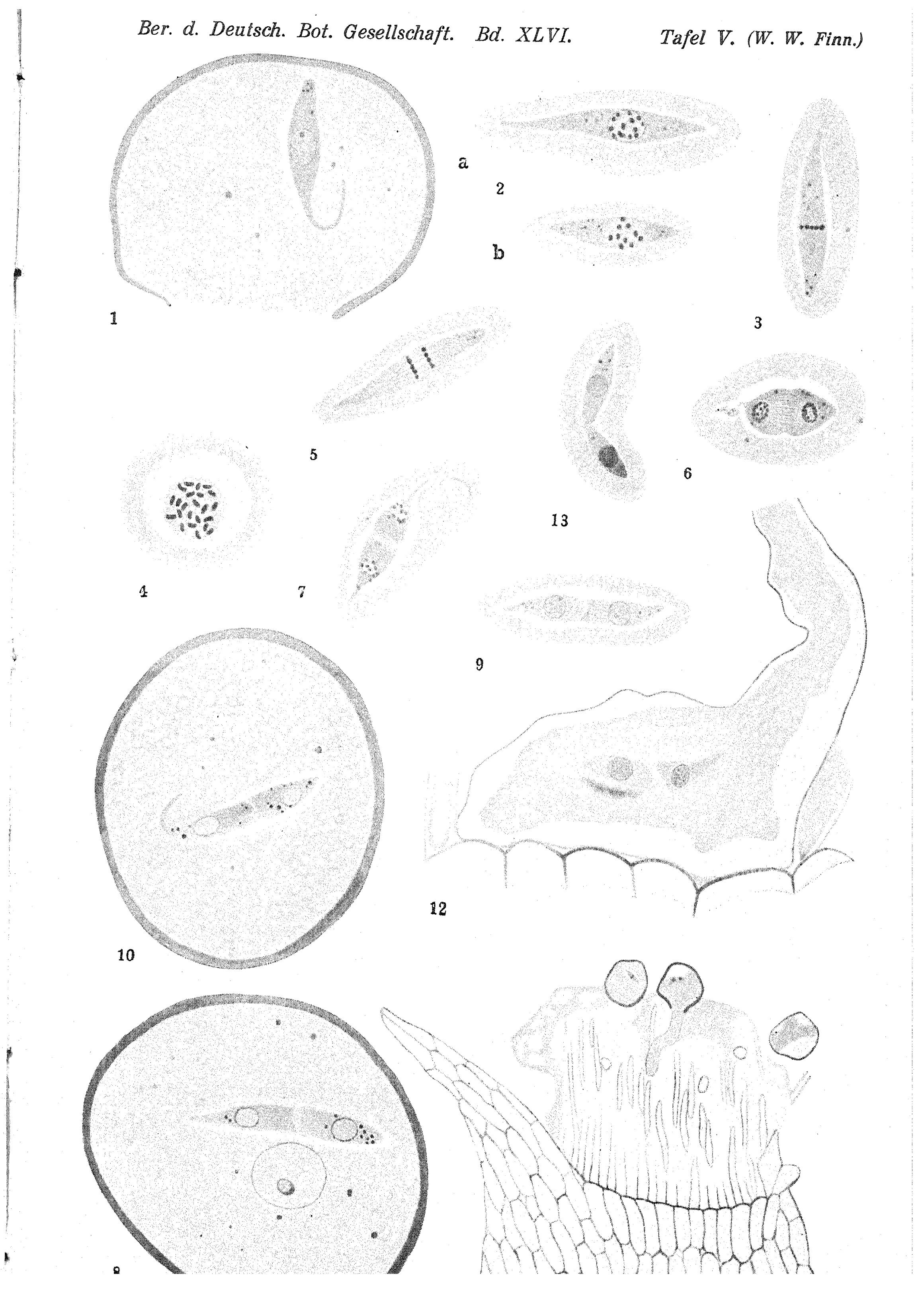







1
2a
2b
3
4
5a
5b
6
7
8
G. Tobler pinx.





1
a
2
b
3
5
13
6
4
7
9
10
12
8

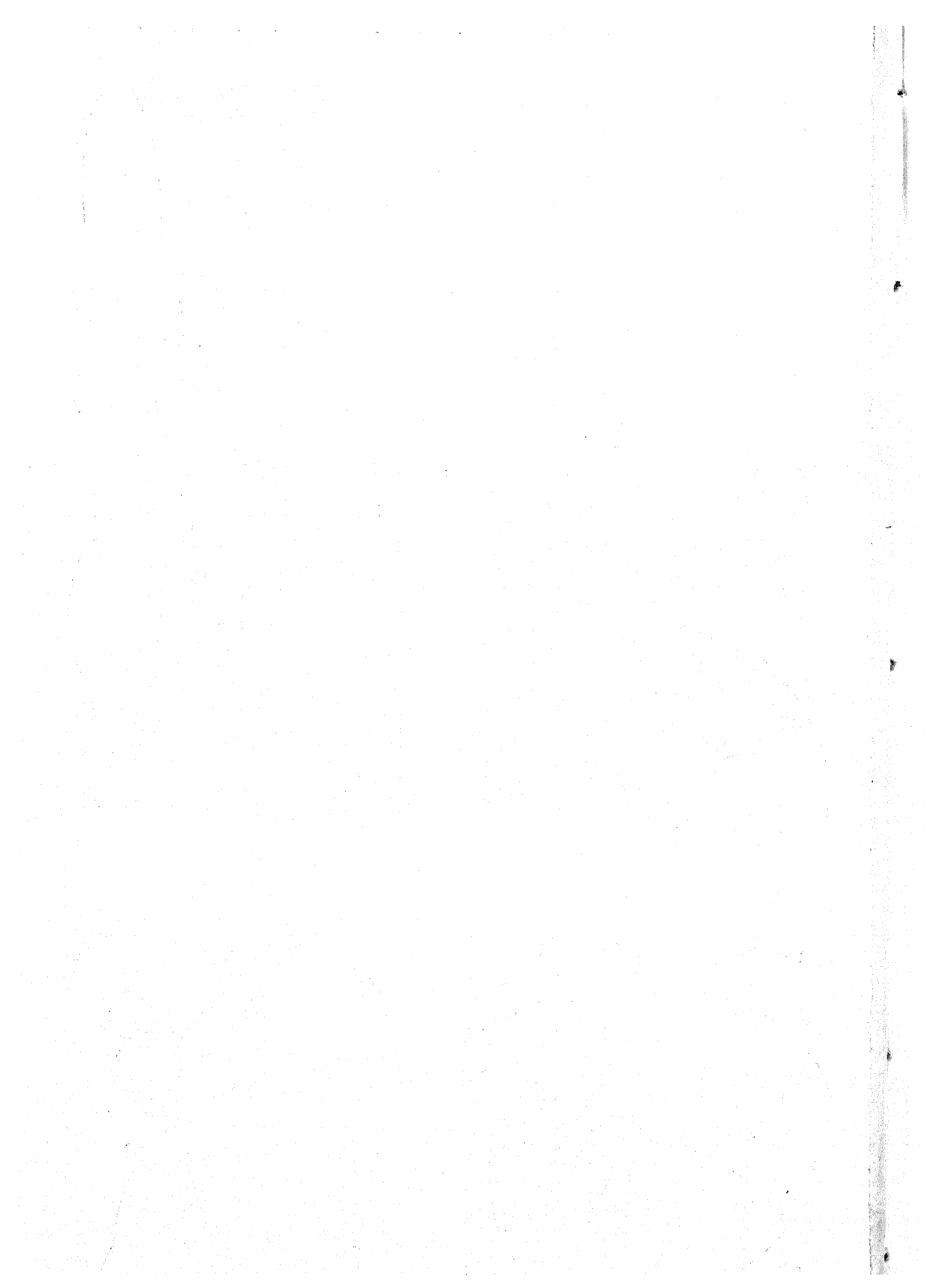




Fig. 1

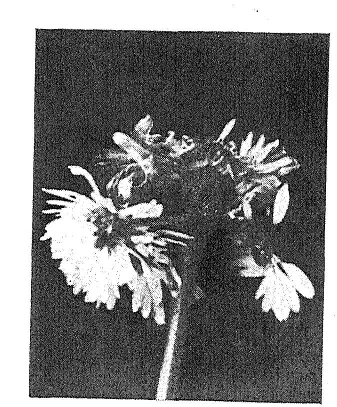


Fig 2.

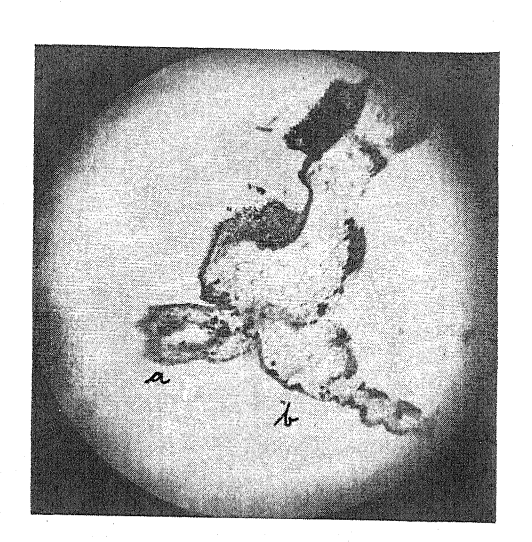


Fig. 3.

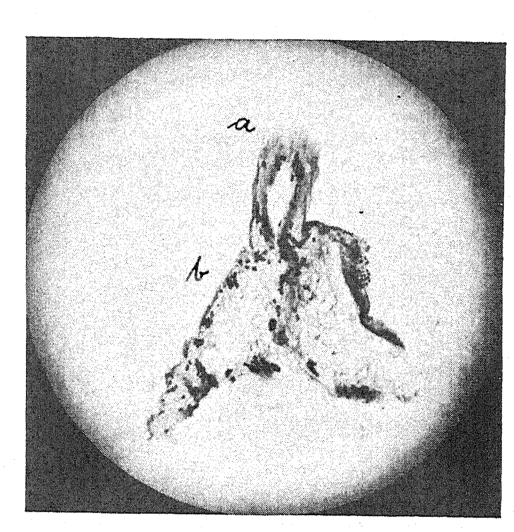
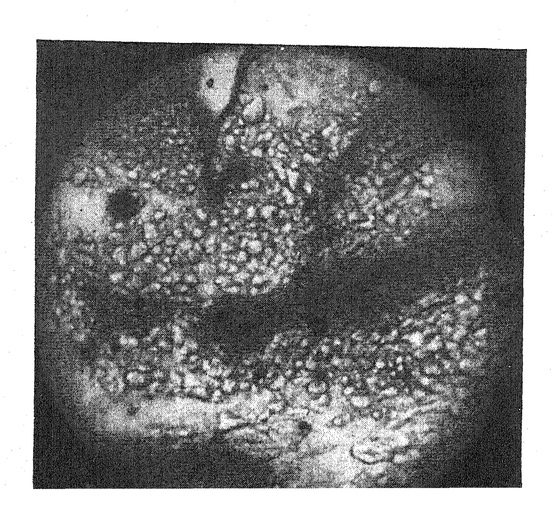
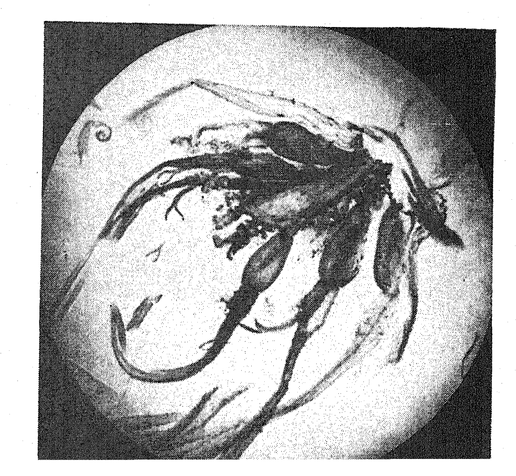
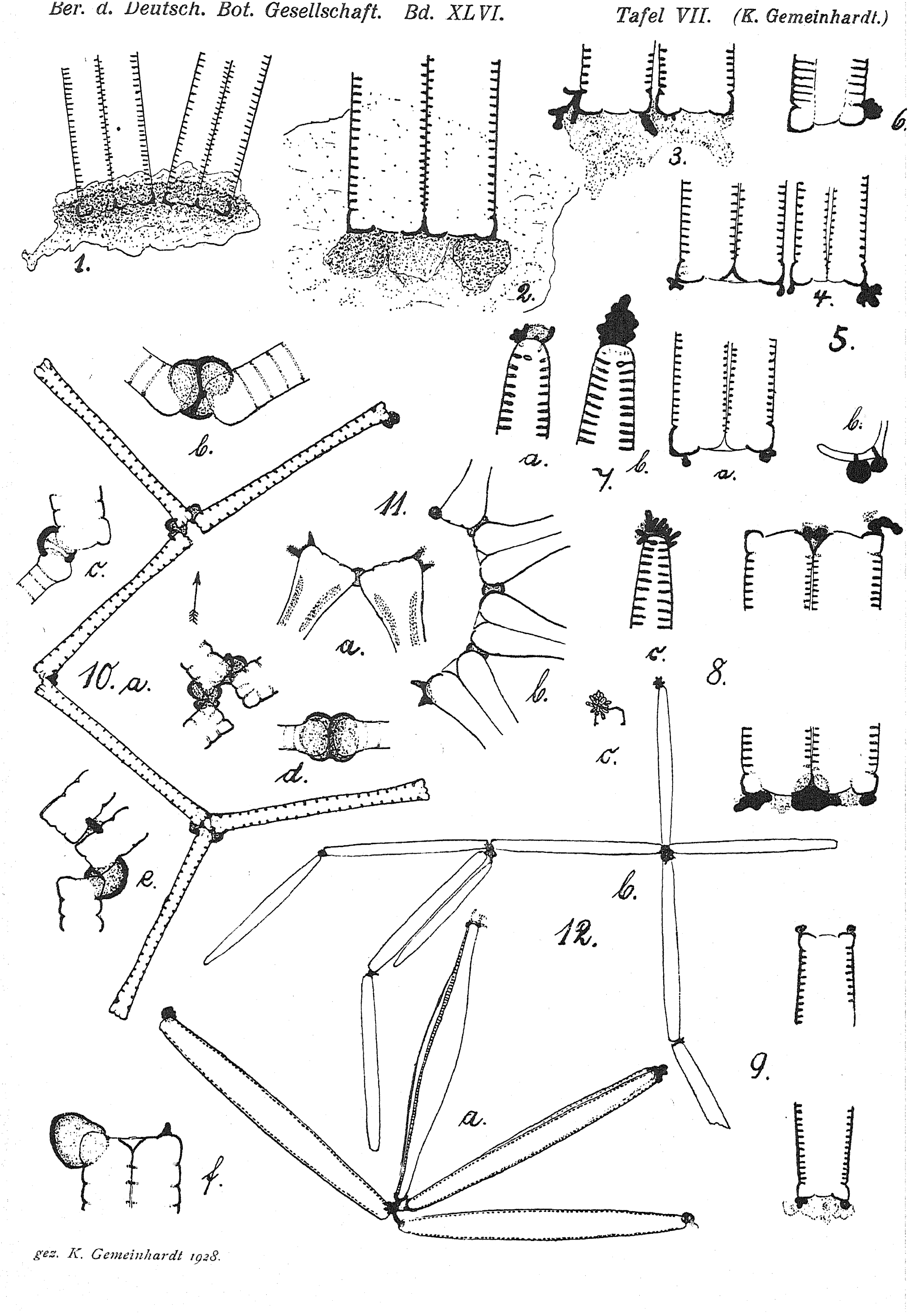


Fig 4.

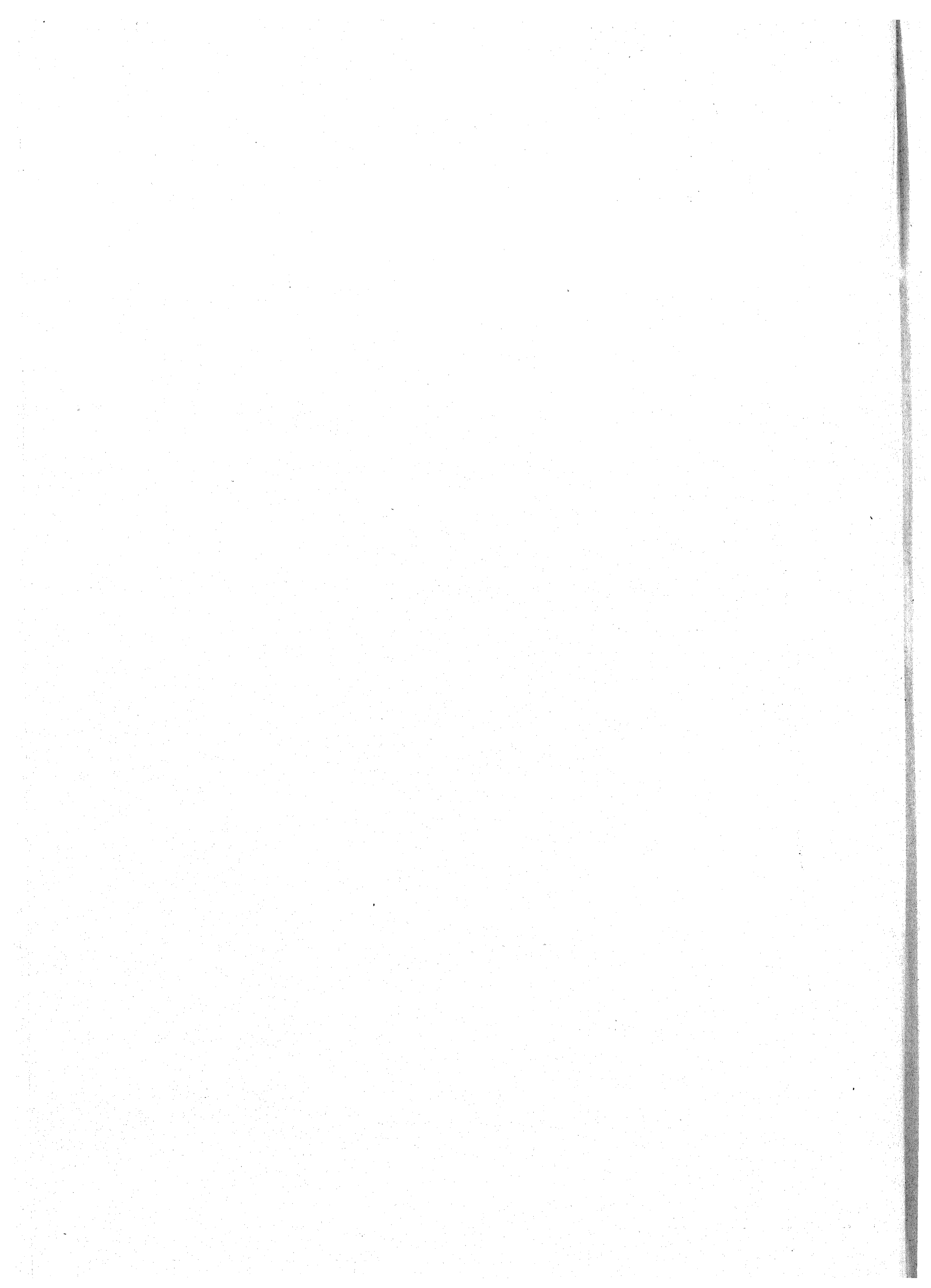








gez. K. Gemeinhardt 1928.



Sitzung vom 25. Mai 1928.

Vorsitzender: Herr F. HERRIG.

Als neue Mitglieder werden vorgeschlagen:

Klemm, Frl. **Elisabeth,** Volontärassistentin am Botanischen Institut der Universität **Gießen** (durch K. v. GOEBEL und E. KÜSTER),

Kugler, Dr. **Hans,** Assistent am Botanischen Institut der Universität **Gießen** (durch K. v. GOEBEL und E. KÜSTER),

Merjanian, A., Professor am Landwirtschaftlichen Institut in **Krasnodar** (Nordkaukasus), Krasnaja 39 (durch K. MÜLLER-Freiburg und A. BUCHHEIM).

Zum ordentlichen Mitgliede wird ernannt:

Becking, Dr. **L. G. M. Baas,** Professor an der **Stanford University.**

Mitteilungen.

31. J. C. Th. Uphof: Eine basale Blütenentwicklung bei Agave sisalana Perrine.

(Mit 2 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 9. März 1928. Vorgetragen in der Märzsitzung.)

Im Jahre 1926 zeigte sich im Staate Florida in einem Garten bei Winter Park an einer *Agave sisalana* Perrine eine sehr eigentümliche Erscheinung, über die hier berichtet werden soll. Die betreffende Agavepflanze war ein ziemlich großes Exemplar mit einem Durchmesser von fast zwei Metern und wuchs auf sandigem, nur sehr wenig Humusstoffe enthaltendem Boden. Im April 1926 entwickelte diese Pflanze einen kräftigen Blütenschaft, welcher bereits im August eine beträchtliche Höhe und Dicke erreicht hatte, in diesem Monat jedoch von einem Sturm bis auf die Hälfte abgebrochen wurde, so daß selbstverständlich eine Blütenentwicklung an diesem Schaft nicht mehr erfolgen konnte.

Während der nächsten Monate war an der alten Pflanze nichts besonderes zu beobachten, mit Ausnahme von einigen gewöhnlichen Ausläufern, welche sich schon am Grunde entwickelt hatten. Dann

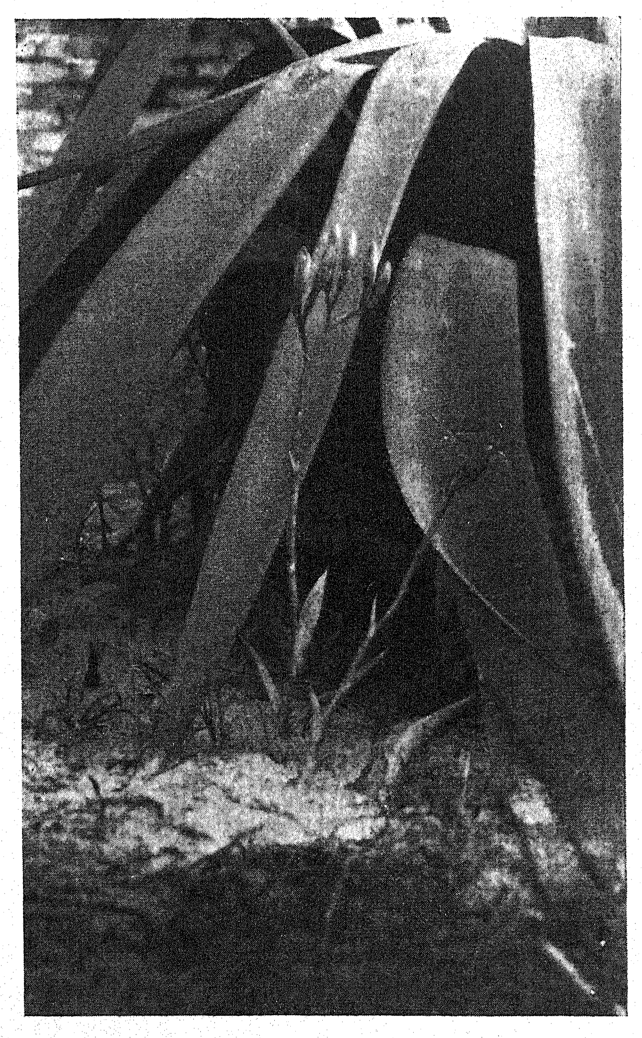


Abb. 1. Zwei blühende Sprosse neben der Mutterpflanze aus dem Boden entwickelt.

aber traten aus dem Boden eine Anzahl Ausläufer und Sprosse hervor, welche Blütenstände und Blüten entwickelten und später sogar einige reife Früchte und Samen trugen.

Hierbei konnten drei verschiedene blühende Gebilde beobachtet werden, nämlich:

1. Gewöhnliche Ausläufer, welche ganz dasselbe Aussehen hatten wie die kleinen Agaven, die sich normaler Weise vor oder nach der Blütezeit so reichlich am Fuß der Mutterpflanze bilden. Hiervon entwickelten sich 14 blühende Exemplare.

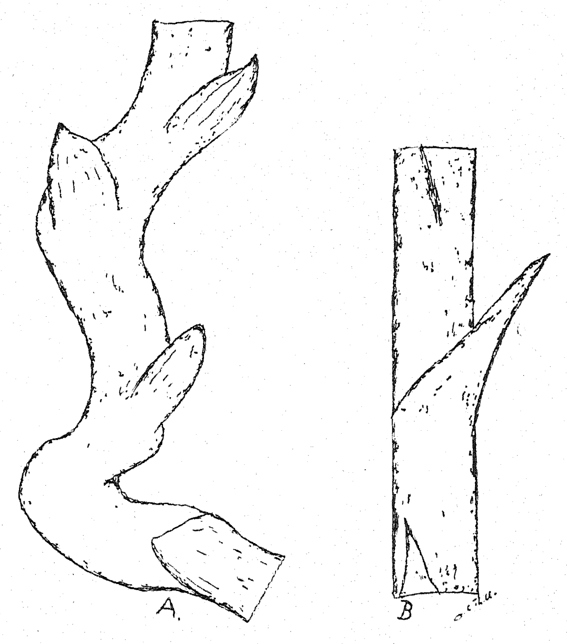


Abb. 2. A. im Boden entwickelt; B. in der Luft entwickelt.

2. Blühende basale Sprosse (siehe Abb. 1) mit ein bis mehreren Blättern, die wie richtige Ausläuferblätter aussahen, jedoch in einem beträchtlichen Abstand voneinander angeordnet saßen, statt eine Rosette zu bilden. Hiervon entwickelten sich 9 Exemplare.
3. Blühende basale Sprosse, die nur kleine schuppenartige, zugespitzte Blätter trugen. (Abb. 2 A B.) Hiervon waren 3 Exemplare vorhanden.

Alle blühenden Ausläufer entwickelten sich in einer Entfernung von 10 cm bis 2 Metern von der Mutterpflanze. Die Höhe der Blütenstengel variierte zwischen 25 bis 70 cm.

Um sicher zu sein, ob die blühenden Ausläufer und Sprosse auch tatsächlich mit der Mutterpflanze in Verbindung standen, wurden je drei Exemplare vorsichtig ausgegraben. In allen diesen Fällen zeigte sich, daß sie sich im Boden am Fuße der Mutterpflanze entwickelt hatten, und wir dürfen daher wohl annehmen, daß dasselbe auch für die nicht ausgegrabenen Sprosse zutrifft. Die unterirdischen Sprosse, welche sich aus der Mutterpflanze entwickelten, hatten einen Durchmesser von 10 bis 15 mm und sind überall mit weißlichen Schuppen bedeckt. (Abb. 2 A). Sie sind jedoch, wie aus den Abbildungen 2 A und B zu ersehen ist, etwas anders ausgestaltet, als die oberirdisch entwickelten. Die Schuppenblätter der Luftsprosse (Fig. B) sind am Ende deutlich zugespitzt, während die der unterirdischen Sprosse (Fig. A) mehr abgerundet sind.

Die ausläuferähnlichen Pflanzen entwickelten die kräftigsten Blütenstände und die größte Anzahl Blüten, nämlich je 12 bis 20 Blüten. Die stengelähnlichen oder basalen Sprosse (Abb. 1) trugen dagegen nur 3 bis etwa 10 Blüten.

Wie gesagt, wurden nur wenige Früchte und reife Samen gebildet, und zwar stammten die Samen von einem ausläuferähnlichen Sproß. Nach dem Abblühen der Ausläufer und Sprosse begann die alte Mutterpflanze abzusterben. Dasselbe war auch bei den abgeblühten Ausläufern usw. der Fall. Ein Jahr später (bis August 1927) hatten sich eine ganze Anzahl gewöhnlicher, nicht blühender Ausläufer am Fuß der Mutterpflanze entwickelt, wie man das allgemein bei den meisten abgeblühten Agavepflanzen beobachten kann.

Diese Erscheinung ist, so weit aus der Literatur zu ersehen ist, noch nicht oder jedenfalls kaum beobachtet worden. Jedoch gibt es einige Beispiele, welche an die oben beschriebene Erscheinung etwas erinnern. So erwähnt GOEBEL (1) eine in „Gardeners Chronicle" von 1884 abgebildete *Agave americana* mit „blühendem basalen Seitenspross, welcher die Laubblattbildung übersprungen hat". Später berichtet TRELEASE (2) in einer Arbeit über Präcozität bei *Furcraea tuberosa* daß „when already in pole and about to flower, the scape of this plant was broken over by a wind storm, and in this position, still connected with the rest of the plant, it went through the usual process of producing unfruitful flowers and abundant bulbils. The unusual part of its history is that many of these bulbils, remaining attached to the mother plant, and without more than the customary leaf production of such bulbils, developed into slender

scapes — in one case, at least, two feet long, as freely floriferous and bulbi — bearing as the usual ultimate branches of a normal inflorensence."

TRELEASE, eine Autorität in Bezug auf die Gattung Agave, teilte mir freundlichst mit, daß er solche Erscheinungen bei der Sisalagave niemals beobachtet hat: „but the larger magueys sometimes flower on suckers beside the mature mother plant."

Es ist jedoch klar, daß es sich bei diesen Beispielen nicht um dasselbe handelt, was ich an der *Agave sisalana* beobachten konnte. Die hier beschriebenen Tatsachen sind in physiologischer Hinsicht besonders interessant, insofern als bei dieser Pflanze der Reiz, der normaler Weise am Sproßende die Entwicklung eines Blütenstandes mit Blüten, daß heißt mit Geschlechtszellen, verursacht, sich nunmehr infolge des Abbrechens des Blütenstandes an ganz anderer Stelle geltend macht, wie das hier beschrieben worden ist.

Literatur.

1. K. GOEBEL, Einleitung in die Experimentelle Morphologie der Pflanzen. (1908) S. 8.
2. W. TRELEASE, Precocity in a Furcraea. Transactions Illinois State Academy of Science (1918). XI. S. 109—111, 1 Abb.

32. L. Iwanoff: Zur Methodik der Transpirationsbestimmung am Standort.

(Eingegangen am 24. März 1928. Vorgetragen in der Aprilsitzung.)

In einem vor kurzem erschienenen Aufsatze (diese Berichte XLV, 1927, Heft 9) hat BRUNO HUBER die für die Ökologie sehr wichtige Frage der Methodik der Transpirationsbestimmung am Standort berührt, zu deren Lösung ich vor 10 Jahren mit derselben wie der vom Autor beschriebenen Methode zu gelangen versuchte. Mein Aufsatz über diese Frage wurde im Jahre 1918 in russischer Sprache im „Forst-Journal" veröffentlicht und blieb den deutschen Botanikern fast ganz unbekannt[1]). Außer dem veröffentlichten besitze ich noch anderes Material für die kritische Bewertung der Methode. In Anbetracht des Interesses, welches zur Zeit dieses Thema darstellt, möchte ich darüber berichten, was von mir in dieser Hinsicht gemacht worden ist.

In dem erwähnten Aufsatze habe ich die Bestimmungsmethode der Transpiration beschrieben, die auf der Annahme begründet ist, daß „die Transpiration beim Abschneiden der Pflanze nicht sofort, sondern nach Verlauf eines mehr oder weniger bedeutenden Zeitraumes fällt, während dessen sie ihre frühere — vor dem Durchschneiden vorhandene — Größe behält". Beim Abwiegen der soeben abgeschnittenen Pflanze in kurzen Zwischenräumen direkt am Standort nahm ich die ersten (von Anfang der Wägung) Gewichtsverluste als Größen an, welche die Transpiration der intakten Pflanze charakterisieren. Für möglichst schnelle Wägungen in natürlichen Bedingungen wurde eine Wage von besonderer Konstruktion angewandt, welche es erlaubte, schnelle Wägungen im Freien zu machen. Sie befand sich in einem Kasten auf einem Dreifuß, wobei an das eine Ende des Wagebalkens ein nicht zusammendrehbarer Draht gehängt wurde, welcher durch eine Öffnung am Boden des Kastens hindurchging und eine Klemme besaß, welche die abgeschnittene Pflanze umfaßte. Am unteren Rande des Kastens wurde dünner weißer Stoff angebracht, welcher während der Wägung bis zum Boden herabhing und die am Draht hängende Pflanze von allen Seiten vor dem Schaukeln durch den Wind

1) Nur bei BURGERSTEIN — „Die Transpiration der Pflanzen", III, 1925 — ist mein Aufsatz in der Bibliographie unter Nr. 1045 aufgeführt worden.

schützte. Sofort nach der Wägung wurde der Stoff nach oben gehoben und die in der Klemme befestigte Pflanze von neuem der Einwirkung des Lichtes und Windes ausgesetzt. Die Wage war mit einer Dämpfung versehen, welche das Schaukeln der Wage durch den Wind schwächte. Ich gebe keine Abbildung der ganzen Konstruktion und beschreibe dieselbe nicht ausführlich, weil man jetzt, wo die Möglichkeit vorhanden ist, sich solcher Firmen wie HARTMANN und BRAUN zu bedienen, sie viel besser konstruieren kann, als ich dies während des Krieges und der Revolution tun konnte. Anfänglich war ich, ebenso wie BRUNO HUBER, davon überzeugt, daß wir, „je schneller nach dem Abschneiden die Messung ausgeführt wird, desto mehr die normale Transpiration erfassen“. Tatsächlich schienen die Kontrollversuche über die Wirkung des Durchschneidens auf die Transpiration, die im Laboratorium bei künstlichem Lichte von zirka 3.500 Meterkerzen mit im Gewächshaus gezüchteten Topfpflanzen gemacht wurden, dieses zu bestätigen. Auf dieser Grundlage habe ich nach der oben beschriebenen Methode eine Anzahl Versuche mit 4—5jährigen Eichen, Kiefern und Fichten im Freien im Forstgarten gemacht.

Bei weiteren Kontrollversuchen im Vegetationshaus mit stärkeren Pflanzen unter intensiveren Transpirationsbedingungen wurden jedoch andere Resultate erhalten. Diese Versuche wurden in den Jahren 1918—1919 ausgeführt, sind aber bis jetzt unveröffentlicht geblieben; ich werde deshalb über dieselben ausführlicher berichten. Es wurden 5—7jährige Kiefern, Fichten und Eichen genommen, welche man im Anfang des Frühlings aus dem Forstgarten in Töpfe mit 10 kg Erde umpflanzte und im Freien bis zum August stehen ließ, worauf sie für den Versuch verwendet wurden. Die Versuche wurden an der südlichen Seite des großen Vegetationshauses gegen Mittag, in direkten Sonnenstrahlen, bei möglichst gleichmäßiger Beleuchtung ausgeführt. Der gut begossene und mit dickem Wachspapier umwickelte Topf mit der an einem Stocke angebundenen Pflanze wurde auf die Schale der Wage nach MÜNCKE gestellt, und dieselbe wurde mit Gewichtsstücken ausgeglichen. Darauf wurden auf die Wagschale mit der Pflanze 0,5—2 g Gewichtsstücke hinzugefügt (je nach der Größe des Exemplars und der Transpirationsgröße), und nach der Stoppuhr wurde die Zeit beobachtet, die für die Wiederherstellung des Gleichgewichts notwendig ist. Nachdem dasselbe eingetreten war, wurde es wieder durch Hinzufügen von neuen 0,5—2 g Gewichtsstücken aufgehoben und wieder der Zeitpunkt des Gleichgewichtseintritts bestimmt. Sobald die Gewichtsverluste gleichmäßig waren,

wurde der Stamm mit einer scharfen Gartenschere durchschnitten und genau in die frühere Lage durch Aufeinanderlegen beider Schnittflächen gebracht. Nach dieser Operation, wozu 10—30″ notwendig waren, wurde die Zeit wieder beobachtet, welche für die Transpiration derselben Wassermenge notwendig ist. In der beigefügten Tabelle werden die hierbei beobachteten Zeiten in Minuten angeführt, welche für die Transpiration des in der entsprechenden Rubrik angegebenen Wasserquantums vor und nach dem Durchschneiden notwendig ist. Da die Pflanze durch direkte Strahlen beleuchtet wurde, so sind auch Angaben hinsichtlich der Sonnenbedeckung angeführt, und zwar in Bezeichnungen, die von WIESNER (Der Lichtgenuß 1907, S. 36) eingeführt sind. Die Tabelle zeigt, daß außer wenigen Ausnahmen, die wahrscheinlich durch Beleuchtungsschwankungen bedingt sind, die Transpiration in den ersten Minuten nach dem Durchschneiden sich im Mittel um 20—30 % erhöht und erst nach einer gewissen Zeit, manchmal nach 5—10′, manchmal aber erst nach 20′ die Intensität wieder erreicht, die vor dem Durchschneiden festgestellt war. Auf eine solche temporäre Transpirationserhöhung des abgeschnittenen Blattes haben schon FRANCIS DARWIN und später LAIDLAW und KNIGHT[1]) in ihren Arbeiten mit dem Porometer hingewiesen. Sie sahen die Ursache derselben in der Erweiterung der Spalte am Anfange des Welkens. Weshalb sie sich erweitern, haben sie nicht mit Bestimmtheit angegeben. Die angeführten Versuche erlauben, mit großer Wahrscheinlichkeit die Voraussetzung von DIXON und RENNER[2]) zu bestätigen, daß die Ursache dieser Erhöhung der Transpiration in der Beseitigung derjenigen Zugspannung der Wasserfäden besteht, welche nach der Kohäsionstheorie bei der Transpiration stets im Holze herrschen soll. Deshalb wird beim Durchschneiden der Zutritt des in dem Stengel noch vorhandenen Wassers in das Blatt erleichtert, und die Transpiration muß daher in den ersten Minuten nach dem Schnitt steigen. Die Schnelligkeit, mit welcher sie zu steigen anfängt, muß man nach Sekunden messen. Deshalb hängt diese Erhöhung im ersten Moment wohl kaum von dem Öffnen der Spaltöffnungen, sondern von der plötzlich, wie beim „Rückstoß" von RENNER, geschwächten Zugspannung der Wasserfäden ab.

1) FR. DARWIN: Phil. Trans. R. Soc., B. I, 190, 1898; I, 207, 1916; and PERTZ: Proceed. R. Soc., I, 84, 1911. LAIDLAW u. KNIGHT: Ann. of Bot., I, 30, 1916; I, 36, 1922.

2) DIXON: Transpiration and the ascent of sap in plants. London 1914, S. 124. RENNER: Zeitschr. f. Bot, Bd. 4, 1912, S. 142.

Die Transpirationsgeschwindigkeit vor und nach dem Durchschneiden des Stammes.

Pinus silvestris.

Datum	Sonnen-bedeckung	Wasser-verlust	Vor dem Durchschneiden	Im Mittel	Nach dem Durchschneiden
26. VIII.	S_4	2 g	5′ 6′	5′30″	1′ 2′ 3′ 6′ 8′ 10′
29. VIII.	S_3-S_2	2 g	15′ 17′	16′	9′ 9′ 18′ 25′
30. VIII.	S_3	2 g	14′ 12′	13′	14′ 28′
31. VIII.	S_4	2 g	13′ 14′	13′30″	13′ 16′
9. IX.	S_1-S_4	1 g	5′ 5′ 5′	5′	4′ 11′ 11′
10. IX.	S_2	1 g	10′ 10′ 10′	10′	6′ 14′ 10′
12. IX.	S_{2-4}	1 g	8′ 8′	8′	7′ 15′
2 IX.	S_1-S_4	0,5 g	3′30″ 4′30″ 2′40″	3′33″	1′10″ 2′20″ 2′45″ 2′43″ 2′50″ 3′30″ 4′55″
2. IX.	S_4	0,5 g	2′15″ 2′15″ 2′40″	2′23″	1′ 1′55″ 2′20″ 2′25″ 2′ 2′35″ 3′20″
Im Mittel von allen Versuchen: direkt vor dem Durchschneiden — 8′35″				8′33″	direkt nach dem Durchschneiden — 6′14″

Picea excelsa.

Datum	Sonnen-bedeckung	Wasser-verlust	Vor dem Durchschneiden	Im Mittel	Nach dem Durchschneiden
27. VIII.	—	2 g	9′ 11′	10′	9′ 15′
7. IX.	S_4	1 g	5′ 5′05″	5′02″	7′ 6′ 7′ 6′
9 IX.	S_2-S_4	1 g	5′ 5′	5′	2′ 9′ 13′
10. IX.	S_1-S_4	1 g	5′ 5′	5′	2′ 8′ 8′ 7′
11. IX.	S_0-S_3	1 g	11′ 11′ 11′	11′	6′ 10′ 17′
11. IX.	S_0-S_2	1 g	9′ 9′	9′	6′ 16′
12. IX.	S_4	1 g	10′ 10′	10′	4′ 11′ 13′
5. IX.	S_4	0,5 g	1′30″ 1′30″ 2′ 2′	1′45″	1′30″ 1′30″ 2′ 1′30″ 1′30″ 2′ 2′ 2′25″
5. IX.	S_4	0 5 g	2′55″ 2′45″ 2′25″	2′42″	2′55″ 2′50″ 3′10″ 3′20″
Im Mittel von allen Versuchen: direkt vor dem Durchschneiden — 6′43″				6′37″	direkt nach dem Durchschneiden — 4′29″

Quercus pedunculata.

Datum	Sonnen-bedeckung	Wasser-verlust	Vor dem Durchschneiden	Im Mittel	Nach dem Durchschneiden
27. VIII.	S_2-S_3	2 g	15′	15′	17′ 16′
8 IX.	—	1 g	7′ 7′	7′	3′5″ 10′ 8′
9. IX.	S_1-S_3	1 g	10′ 10′	10′	5′ 7′ 14′
4. IX.	S_4	0,5 g	4′40″ 4′10″ 4′15″	4′22″	1′ 3′55″ 4′10″ 3′50″ 4′10″ 5′30″
5. IX.	S_3	0,5 g	4′40″ 4′30″	4′35″	4′20″ 4′40″ 4′50″
6. IX.	S_3-S_4	0,5 g	4′20″ 3′	3′40″	2′50″ 2′40″ 3′15″ 3′20″ 3′10″ 3′40″
6. IX.	S_3-S_4	0 5 g	3′40″ 4′15″ 4′	3′58″	3′50″ 3′50″ 3′25″ 3′20″ 3′25″ 3′25″ 3′50″
6. IX.	S_4	0,5 g	3′40″ 3′30″ 3′35″ 3′55″	3′40″	3′30″ 3′35″ 3′20″ 3′50″
Im Mittel von allen Versuchen: direkt vor dem Durchschneiden — 6′27″				6′32″	direkt nach dem Durchschneiden — 5′04″

Wahrscheinlich — worauf DIXON (l. c.) hingewiesen hat — befindet sich die Wasserdampftension auf der Wandoberfläche der Mesophyllzellen im Gleichgewicht mit den Widerstandskräften der Wasserströmung. Jede Störung eines solchen Gleichgewichts muß sofort eine Veränderung in der Wasserdampftension hervorrufen und folglich auch in der Wasserabgabe durch die Zellen der Blätter, wenn die Spaltöffnungen vollständig oder teilweise geöffnet sind.

Von diesem Standpunkte ausgehend, habe ich den Versuch gemacht, diesen Einfluß des Durchschneidens durch starkes Zusammendrücken des Stammes mit Draht („Klingelschnur") vor dem Durchschneiden zu vermeiden. Der Stamm wurde unterhalb des Drahtes abgeschnitten. Falls es gelänge, durch dieses Mittel alle Lumina der wasserleitenden Wege zu verschließen, müßte die frühere negative Spannung im Holz sich erhalten und die Transpiration in den ersten Minuten sich nicht verändern. Leider gelang es nicht, dies zu erreichen. Die Versuche mit dem Zusammenpressen gaben nach dem Durchschneiden ganz dieselbe Erhöhung der Transpiration wie früher. Ohne diese Versuche einzeln zu beschreiben, will ich nur die mittleren Größen anführen. Es betrug die mittlere Zeit des Verlustes von 0,5 g in 7 Versuchen bei der Transpiration von:

	Kiefer	Fichte	Eiche
vor dem Durchschneiden	5′42″	5′9″	7′10″
nach dem „	3′	1′	3′12″

Augenscheinlich ist es ziemlich schwierig, im Stamme ein vollständiges Zusammenpressen der Tracheiden- und Gefäßlumina zu erzielen und dadurch eine Beseitigung des unerwünschten Einflusses des Durchschneidens auf die Transpiration zu erreichen. Also stößt der auf den ersten Blick richtige Gedanke, den Gewichtsverlust der Pflanze sofort nach dem Durchschneiden für die Charakteristik der normalen Transpiration auszunutzen, mit derart großen Schwierigkeiten zusammen, daß es zu bezweifeln ist, ob man dieselben beseitigen und somit mit der Methode des Durchschneidens befriedigende Resultate erhalten kann.

Leningrad (Petersburg), Forstinstitut.

33. Hans Molisch: Rote Wurzelspitzen.

(Mit 1 Abbildung im Text.)

(Eingegangen am 11. April 1928. Vorgetragen in der Aprilsitzung.)

Über die Verbreitung des Anthocyans im Pflanzenreiche liegen ausführliche Beobachtungen und Berichte vor. Ich erinnere nur an die umfassenden Literaturnachweise in den Schriften von BUSCALIONI und POLLACCI[1]), MOLISCH[2]), GERTZ[3]), LIPPMAA[4]) u. a.

Schon vor einigen Jahren fiel mir ein eigenartiges Vorkommen des genannten Farbstoffs auf, das in verschiedener Hinsicht Interesse beansprucht. Ich fand, daß der Vegetationspunkt, oft samt der Wurzelhaube, von Anthocyan auffallend intensiv gefärbt ist. In der Literatur fand ich darüber nichts, außer einer Fußnote und einigen kurzen Bemerkungen. In einer Arbeit von IRMISCH[5]) heißt es: „An den Wurzelenden sah ich, wie auch bei *Sedum maximum, acre, Sieboldii, involucratum* und *Eversii*, ferner bei *Umbilicus horizontalis* und einigen *Sempervivum*-Arten, einen dunkelvioletten oder fast blauen Punkt. Diese Färbung gehört wohl nicht dem jüngsten Gewebe an; sie kommt bei *Sedum maximum* auch in den Stengelteilen . . . . . . vor.“ Eine ähnliche Färbung bemerkte IRMISCH auch an den Wurzelenden von *Saxifraga Aizoon.*

WERNER[6]) hat bei *Sedum reflexum* gleichfalls Anthocyan in den Wurzelspitzen beobachtet. „Der Farbstoff findet sich bei den jüngeren Zellen bis 2 mm von der Spitze in großen, rundlichen bis rechteckigen, oft ± vom Rand aus zerklüfteten Vakuolen.“ . . . .

FRAUSTADT[7]) sagt von der Wurzelspitze der *Dionaea muscipula:* „der Vegetationspunkt an der Wurzelspitze besteht aus

---

1) BUSCALIONI, L., e POLLACCI, G., Le antocianine e il loro significato biologico nelle piante. Atti dell Ist. Bot. dell'Università di Pavia. N. ser. Vol. VIII.

2) MOLISCH, H., Über amorphes und kristallisiertes Anthocyan. Bot. Zeitung 1905, 63. Jg., 1. Abt., p. 145.

3) GERTZ, O., Studier öfver Anthocyan. Lund 1906.

4) LIPPMAA, TH., Pigmenttypen bei *Pteridophyta* und *Antophyta*. Tartu 1926.

5) IRMISCH, TH., Über einige Crassulaceen. Botan. Zeitung 1860, p. 87.

6) WERNER, O., Grenzentwicklungen sukkulenter Pflanzen. I. Die Entwicklungsmöglichkeit von Wurzeln bei *Sedum reflexum* L. in trockener Luft. Biologia generalis, Bd. III, Heft 4, p. 361.

7) FRAUSTADT, A., Anatomie der vegetativen Organe von *Dionaea muscipula* Ell. Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, II. Bd. 1877, p. 57.

kubischem Meristem und ist von der großzelligen Wurzelhaube bedeckt; er zeigt eine rote Färbung des Zellinhalts, ähnlich wie die Wurzelspitze von *Drosera*".

Da eine genauere Untersuchung des violetten Farbstoffs nicht vorliegt und auch die Bemerkung IRMISCH', daß die Färbung nicht dem jüngsten Gewebe angehört, wie man sich leicht überzeugen kann, falsch ist; da ich ferner auch bei anderen Pflanzen dieses sonderbare Vorkommen des Anthocyans feststellen konnte, so will ich meine Beobachtungen darüber hier kurz mitteilen.

Eigene Untersuchungen.

Crassulaceae.

Sedum acre. Entnimmt man unverletzte, junge Wurzeln dem Boden und betrachtet man mit der Lupe die äußerste Spitze, so erscheint diese als ein roter Punkt. Ganz reine, von Erdteilchen nicht belegte Würzelchen erhält man leicht durch Einlegen abgeschnittener Sprosse in ein mit gewöhnlichem Wasser gefülltes Glas. Sie schwimmen wegen ihres Luftgehalts auf dem Wasserspiegel oder knapp darunter und bilden bei günstiger Sommertemperatur schon nach etwa 2—3 Tagen reichlich Wurzeln ins Wasser hinein. Ein Kurzsichtiger sieht dann die Wurzelspitzen schon mit freiem Auge als roten Punkt, noch besser natürlich mit der Lupe.

Die im Wasser gezogenen Wurzeln lassen eine deutliche Wurzelhaube erkennen, deren Zellen von rotem Zellsaft erfüllt sind. Das eigentliche, daran grenzende Meristem des Vegetationspunktes erscheint wegen der großen Konzentration des Anthocyans tief schwarzrot, jedoch nur auf eine kurze Strecke; daran grenzen Zellen, die schon viel heller gefärbt sind, und die alsbald in farblose verlaufen. Die rote Färbung erstreckt sich nur auf eine Gesamtlänge von 0.17 mm, die sehr intensive bloß auf eine von 0.09 mm.

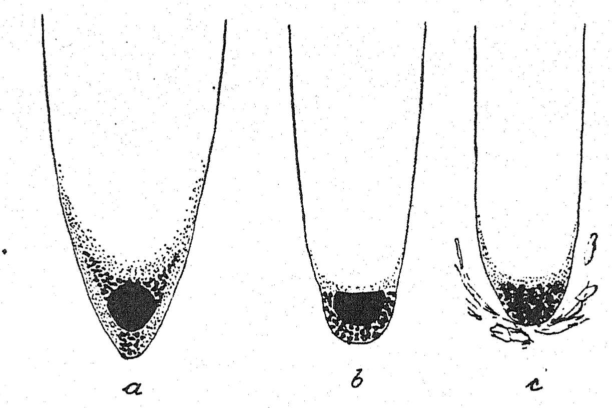
Der rote oder rotviolette Farbstoff erweist sich nach seinem Verhalten gegenüber Alkalien und Säuren als Anthocyan. Er wird mit verdünntem Ammoniak tiefblau und mit Säuren intensiv rot.

Sedum album, *S. spectabile*, *S. Telephium* und *Sedum Sieboldii* verhalten sich ähnlich, auch sie haben rote Wurzelspitzen. *Sedum album* hat sehr intensiv rote Wurzelvegetationspunkte und weinrote Wurzelhaubenzellen, gleichgültig ob in Erde oder im Wasser gezogen. Bei *Sedum Sieboldii* sind gleichfalls der Vegetationspunkt und die Wurzelhaube rot. Die sich davon abschuppenden Zellen werden nach dem Absterben braun. In einiger

Entfernung von der Wurzelspitze, etwa da, wo die ersten Wurzelhaare auftauchen, und weiter hinauf entsteht auch Anthocyan in den Parenchymzellen, so daß die Wurzel schon dem freien Auge rot erscheint. So fand ich die Sache an den Wurzeln von Stecklingen, die im Leitungswasser am Lichte gezogen wurden.

In der Erde gezogene Wurzelspitzen von *S. spectabile* sind rot, jedoch nicht alle. In Wasser gezogene fast alle.

Sempervivum tectorum. Das Anthocyan tritt hier in der Wurzelspitze in ähnlicher Weise auf wie bei *Sedum*-Arten. Die äußersten Zellen des Vegetationspunktes sind weinrot, die inneren



Rote Wurzelspitzen von a) *Sedum acre,* b) *Sempervivum tectorum* und c) *Saxifraga sarmentosa.* Die rote Farbe ist je nach ihrer Intensität durch entsprechende Schwärze angedeutet. Vergr. 90.

beinahe schwarzrot, häufig aber auch nur hellrot. Ähnlich verhalten sich die Wurzelspitzen von *Sempervivum hirtum.*

Echeveria Scheideckeri. Junge, im Wachstum begriffene Wurzeln haben rote Vegetationspunkte, ältere, im Wachstum stillstehende oder zurückgebliebene verlieren das Anthocyan und dies gilt nicht nur von *Echeveria,* sondern auch von *Sedum*- und anderen Arten.

Echeveria metallica verhält sich bezüglich der Wurzelspitzen ebenso wie die vorhergehende Art.

Kalanchoe marmorata zeigt gleichfalls rote Wurzelspitzen.

Cotyledon macrantha bildet unter den von mir untersuchten Crassulaceen eine Ausnahme, sie hat keine rote Wurzelspitzen, und dasselbe gilt von

Bryophyllum crenatum und *Rochea falcata*; sie bilden kein Anthocyan in den Wurzelspitzen.

Wie aus den vorstehenden Beobachtungen hervorgeht, besitzen fast alle Crassulaceen rote Wurzelspitzen, eine Ausnahme bilden, soweit meine Untersuchungen reichen, *Bryophyllum crenatum*, *Cotyledon macrantha* und *Rochea falcata*.

Bei einer weiteren, auf eine größere Anzahl von Vertretern dieser Familie sich erstreckenden Untersuchung wird sich wohl herausstellen, daß die meisten Crassulaceen die Eigentümlichkeit der roten Wurzelspitzen haben. Wenn sich dies bewahrheiten sollte, stünden wir vor der interessanten Erscheinung, daß die Verwandtschaft der Pflanzen hier durch das Vorkommen eines bestimmten Farbstoffs an einem bestimmten Punkte, dem Vegetationspunkte der Wurzel, zum Ausdruck kommt. Von diesem Gesichtspunkte aus war es naheliegend, nachzusehen, ob nicht auch die nächsten Verwandten der Crassulaceen, die Saxifragaceen, vielleicht dieselbe Eigentümlichkeit besitzen. Wie aus dem folgenden hervorgeht, ist dies tatsächlich der Fall.

Saxifragaceae.

Saxifraga sarmentosa. Die Wurzeln dieser bekannten Zimmerpflanze zeigen rote Wurzelspitzen, gleichgültig ob in Erde, Wasser oder feuchter Luft gezogen. In Wasser gezogene Wurzelspitzen lassen eine sich abschuppende, farblose Wurzelhaube und den tiefrot gefärbten Vegetationspunkt erkennen. Das Anthocyan ist hier wegen der hohen Konzentration in einzelnen Zellen fast schwarzrot und in kugeligen Ballen vorhanden.

Ich prüfte außerdem noch folgende *Saxifraga*-Arten ganz wahllos und fand bei allen rote Wurzelspitzen, wofern die Wurzeln noch ganz jung und weiß waren. Diese werden bald mehr oder minder braun, die braune Farbe erstreckt sich auch auf die Spitzen, und dann sieht man von Anthocyan nichts mehr. Die rote Farbe erscheint bei *Saxifraga*-Arten gewöhnlich nur auf ein kleines Areal des Vegetationspunktes beschränkt. Rote Wurzelspitzen zeigten:

Saxifraga irrigua,
" *Elisabethae*,
" *Brauni*,
" *varians*,
" *caesia*,
" *Gibraltarica*,
" *Burseriana*,
" *incrustata*,

Saxifraga Composii,
" *altissima*,
" *apiculata* (nicht alle),
" *heucherifolia*,
" *stinoglosa*,
" *sancta*,
" *moschata*.

Tolmica Menziesii hat gleichfalls rote Wurzelspitzen.

Melastomaceae.

Auch in dieser Familie fand ich rote Wurzelspitzen und zwar bei folgenden Gattungen und Arten:

Centradenia grandiflora,
Bertolonia aenea,
„ *vittata*,
„ *marmorata*,
Monochaetum umbellatum,
Lasiandra macrantha,
Medinilla magnifica.

Die im feuchten Raume entstehenden Luftwurzeln sind, solange sie ganz jung sind, mit Ausnahme der Wurzelspitze farblos. Die Spitze selbst ist tiefrotviolett. Wenn die Wurzel älter wird, färbt sich auch der Zentralzylinder infolge der Ausbildung von Anthocyan rot, so daß er im Mikroskop bei durchfallendem Licht blaßrot hervorleuchtet. Die Wurzelspitze ist viel intensiver gefärbt. Die sich abschuppenden, abgestorbenen Wurzelhaubenzellen verlieren ihren Farbstoff und werden dadurch farblos. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Bertolonia marmorata*.

Compositae.

Folgende Gattungen und Arten haben rote Wurzelspitzen:

Ageratum mexicanum,
Eupatorium adenophorum,
Coreopsis lanceolata.

Hingegen zeigten keine roten Wurzelspitzen:

Chrysanthemum cinariaefolium,
Cnicus benedictus,
Cichorium Intybus,
Calendula officinalis,
Centaurea alpestris,
Aster alpinus,
Anthemis montana,
Bidens sp.
Gaillardia grandiflora,
Helenium Bigelovii,
Lactuca Scariola,
Scorzonera Jacquiniana,
Senecio Biebersteinii.

Balsaminaceae.

Von Vertretern dieser Familie konnte ich die folgenden untersuchen und rote Wurzelspitzen feststellen:

Impatiens Sultani,
„ *Balsamina*,
Impatiens Roylei,
„ *parviflora*.

Bei *Impatiens Roylei* erstreckt sich das Anthocyan nicht bloß auf die Wurzelhaube und den Vegetationspunkt, sondern auch auf eine kurze, nur 1 mm umfassende Zone knapp hinter dem Vegetationspunkt. Am dunkelsten, fast schwarzrot gefärbt ist der

Vegetationspunkt und von hier nimmt die Intensität der roten Färbung gegen die wachsende Zone allmählich ab. Da der übrige Teil der jungen Wurzel frei von Anthocyan ist, so muß man annehmen, daß der rote Farbstoff der roten Spitzenzone mit dem Altern der Zelle verschwindet.

Zusammenfassung.

1. Aus den vorstehenden Untersuchungen geht hervor, daß es eine Anzahl von Blütenpflanzen gibt, die auffallenderweise rote Wurzelspitzen haben. Die Vegetationspunkte der Wurzeln dieser Pflanzen enthalten Anthocyan und erscheinen deshalb rot bis rotviolett.

2. Solche rote Wurzelvegetationspunkte wurden für mehrere Familien festgestellt: Crassulaceen, Saxifrageen, Balsamineen, Melastomaceen und Compositen.

Das Vorkommen roter Wurzelspitzen zeigt bis zu einem gewissen Grade auch die Verwandtschaft der Pflanzen an, denn es ist doch auffallend, daß fast alle Crassulaceen und auch die ihnen sehr nahestehenden Saxifrageen diese Eigentümlichkeit haben. Allerdings können rote Wurzelvegetationspunkte auch bei anderen, mit den Crassulaceen nicht verwandten Familien vorkommen, aber innerhalb dieser bei allen oder doch wenigstens vielen Gattungen. Wir stehen hier vor der auffallenden Tatsache, daß ein bestimmter Farbstoff, das Anthocyan, an einem kleinen, eng begrenzten Punkt, dem Wurzelvegetationspunkt, lokalisiert vorkommt und daß in diesem merkwürdigen Auftreten des Farbstoffs auch die Verwandtschaft zum Ausdruck kommen kann.

3. Der Farbstoff tritt entweder nur im Vegetationspunkte auf oder er findet sich nebenbei auch in den sich abschuppenden Wurzelhaubenzellen vor. Sobald diese absterben, verschwindet auch darin der Farbstoff. Dieser kann sich sowohl im Finstern wie im Lichte bilden.

4. Dem Anthocyan werden bekanntlich verschiedene Funktionen zugeschrieben[1]). In den Blüten dient er der Insektenanlockung, in den Blättern trägt er zur stärkeren Erwärmung und dadurch zur Erhöhung der Transpiration und des Stoffwechsels bei. Nach der viel umstrittenen Lichtschirmtheorie (KERNER, KNY) soll das Anthocyan in den Blättern gewissermaßen auch als Schatten-

1) CZAPEK, F., Biochemie der Pflanzen. 2. Aufl., I. Bd., S. 585. Jena 1913.

spender wirken und das Chlorophyll vor allzu starker Bestrahlung schützen. Aber welche Bedeutung soll das Anthocyan in der Wurzelspitze, die ja im Boden dem Lichte entzogen ist, haben? Hier kann von einer Anlockung der Insekten, von einem Wärmeabsorbens oder einem Lichtschirm nicht die Rede sein. Eine Antwort auf die aufgeworfene Frage ist wohl derzeit nicht zu geben.

---

34. N. Cholodny: Über sogenannte Eisenorganismen und die Naumannschen Methoden der Eisenbakterienforschung.

(Eingegangen am 16. April 1928. Vorgetragen in der Aprilsitzung.)

I.

In meiner vor zwei Jahren erschienenen Monographie (CHOLODNY, 1926) bin ich auf Grund einer kritischen Übersicht der ganzen Eisenbakterien-Literatur zum Schluß gekommen, daß wir berechtigt sind, den Begriff „Eisenbakterien“ im ursprünglichen, von WINOGRADSKY (1888) in seiner klassischen Arbeit vorgeschlagenen Sinne wiederherzustellen, und daß folglich nur diejenigen Mikroorganismen dieser Gruppe einzureihen sind, welche FeO veratmen können. Dementsprechend schien es mir folgerichtig, auch in den Begriff „Eisenorganismus“ einen neuen, und zwar beschränkteren Inhalt einzulegen. Ich habe nämlich vorgeschlagen, als Eisenorganismen nur diejenigen Lebewesen zu betrachten, welche dieselbe physiologische Beschaffenheit (das Eisenoxydul zu oxydieren) aufweisen.

Nun findet E. NAUMANN (1928 a und b), daß diese Definition „sehr verworren“ ist, und stellt ihr seine eigene gegenüber, indem er als Eisenorganismen alle diejenigen Organismen zusammenfassen will, „die sich als Eisenfäller und Eisenlöser betätigen“. Die ersteren, die der Verfasser noch mit dem Namen „siderogone“ belegt, teilt er auf „morphologisch nachweisbare“ und „morphologisch nicht nachweisbare“ ein. Innerhalb dieser beiden Gruppen sind dann nach NAUMANN noch „siderophore“ und „nicht siderophore“ Organismen zu unterscheiden. Daraus ergibt sich ein „System der Eisenorganismen“, welches zwar vorläufig sei, aber seine praktische Brauchbarkeit noch eine lange Zeit behalten dürfte.

Späterhin, wenn die Physiologie der Eisenorganismen restlos durchforscht sein wird, könnte dieses System, welches nach NAUMANN rein ökologisch-morphologisch aufgebaut ist, durch ein physiologisches ersetzt werden.

Anläßlich dieser neuen Definition des Begriffs „Eisenorganismen“ und der von NAUMANN vorgeschlagenen Gruppierung dieser Organismen möchte ich hier in aller Kürze einige Erwägungen aussprechen.

1. Nach NAUMANN sind in sein „ökologisch-morphologisches System“ auch morphologisch nicht nachweisbare, d. h. „erst durch Kultur bestimmbare“ Organismen einzuschließen. Es drängt sich natürlich die Frage auf: wenn solche rätselhafte Eisenorganismen wirklich in der Natur existieren, wie kann man sie in der Kultur auffinden? Wenn „morphologisch“, so sind sie doch schließlich „morphologisch nachweisbar“, und somit fällt auch die von NAUMANN aufgestellte Einteilung seiner siderogonen Eisenorganismen hin, da der Unterschied zwischen den beiden Gruppen offenbar kein prinzipieller ist. Wenn nur „physiologisch“, d. h. auf Grund einiger in Kulturflüssigkeit stattgefundener chemischer Veränderungen, welche ohne Teilnahme von Mikroorganismen nicht erklärt werden könnten, so verliert das System von NAUMANN seinen rein ökologisch-morphologischen Charakter und verwandelt sich somit in ein System, welches „jeder Konsequenz entbehrt“.

2. „Siderophor“ nennt NAUMANN in seiner ersten Abhandlung (1928a) die Eisenorganismen, bei welchen das Eisen in den Zellen niedergeschlagen wird. Aus der zweiten Arbeit (NAUMANN 1928b) erfahren wir, daß siderophore Organismen „das ausgefällte Eisen zur Ablagerung in der Zelle oder in der Gallerte bzw. irgendwo sonst in unmittelbarer Nähe der Zelle bringen“. Wenn wir diese später gegebene und offenbar besser durchdachte Definition annehmen, so sind wohl der „nicht siderophoren“ Gruppe erst diejenigen Formen einzureihen, welche das Eisen ausfällen, aber dasselbe nicht in unmittelbarer Nähe der Zellen ablagern. Da nun das Eisenoxydhydrat auch auf rein physikalisch-chemischem Wege aus eisenhaltigen Wässern ausfallen kann, so ist offenbar in jedem einzelnen Falle ausführliche physiologische Untersuchung unentbehrlich, um den fraglichen Mikroorganismus zur „nicht siderophoren“ Gruppe rechnen zu können. Folglich ist auch diese Gruppe keineswegs auf rein ökologisch-morphologischem Grunde aufzubauen.

3. Nebst siderogonen oder eisenfällenden Organismen sind nach NAUMANN den Eisenorganismen auch „siderophage“ oder

eisenlösende Formen zuzurechnen. Somit sind hierher zunächst sämtliche Bakterien zu zählen, die irgendeine, das Eisenoxydhydrat lösende Säure ausscheiden, wie z. B. nitrifizierende, Schwefelbakterien u. a. m. Da nun die Kohlensäure ebenfalls einige Eisenverbindungen auflöst, z. B. das Eisensulfid, welches in der Natur so häufig vorkommt, so ist eigentlich kaum ein Organismus aufzufinden, welchen man den Eisenorganismen im Sinne NAUMANNs nicht zurechnen könnte.

4. NAUMANN betont ausdrücklich, daß sein System der Eisenorganismen die praktische Brauchbarkeit beibehält, bis die Physiologie der Eisenorganismen nicht restlos durchforscht ist. Aber schon in seiner zweiten Abhandlung (1928b) scheint er selbst in betreff dieses Punktes in Zweifel zu geraten. „In der Praxis", sagt er hier (S. 141), „wird der Begriff ‚Eisenorganismus' mit siderogonen Organismen des siderophoren Typus identisch." Mit anderen Worten sind also diesmal als „Eisenorganismen" nur diejenigen Organismen zu betrachten, welche das Eisen in ihren Zellen oder in deren unmittelbarer Nähe ablagern.

Ist der Grundbegriff so eingeengt, so wird dadurch offensichtlich auch das ganze System praktisch entwertet.

Ich brauche wohl nicht hier auf weitere Analyse der von NAUMANN vorgeschlagenen Definition des Begriffs „Eisenorganismus" einzugehen. Das oben Gesagte genügt, um zu zeigen, daß sowohl diese Definition, als auch das NAUMANNsche „System der Eisenorganismen" wirklich recht verworren sind und einer gründlicheren Kritik gar nicht standhalten können.

Zum Schluß noch ein paar Worte über den Begriff „siderophile Organismen". In meiner Monographie habe ich vorgeschlagen, diesen Terminus für diejenigen Organismen beizubehalten, die zwar vorzugsweise Eisenwässer bewohnen und darin das Eisen aus seinen gelösten (organischen und anorganischen) Verbindungen fällen oder das Eisenoxydhydrat in ihren Membranen resp. im Plasma speichern, aber FeO zu veratmen nicht befähigt sind. Nach NAUMANN ist der Terminus „siderophile Organismen" in dem von mir vorgeschlagenen Sinne aus zwei Gründen nicht anzunehmen. Erstens sei die Definition „physiologisch begründet" und wegen unserer geringen Kenntnisse von der Physiologie der Eisenorganismen erst in Ausnahmefällen praktisch brauchbar. Zweitens soll auch „die Entwicklung der limnologischen Terminologie selbst" die Anwendung des Begriffes in meinem Sinne unmöglich machen, weil gegenwärtig das Wort „siderophil" manchmal auch in einem anderen, etwas engeren Sinne angewandt wird.

Was den ersten Grund betrifft, so glaube ich, daß auf dem Gebiete der Eisenorganismen überhaupt nur physiologisch begründete Definitionen möglich sind, insofern die Eisenfällung mit physiologischer Tätigkeit dieser Organismen eng verbunden ist. Dafür spricht auch der erfolglose Versuch von NAUMANN selbst, mit rein ökologisch-morphologischen Begriffen auszukommen.

Auch der zweite Einwand ist wohl nicht stichhaltig. Sowie die Termini „thermophil, psichrophil, halophil" und a. m., die in der Mikrobiologie seit langem allgemein anerkannt sind, in ihrer Bedeutung durch die Entwicklung der limnologischen Terminologie gar nicht beeinträchtigt werden können, kann auch der Begriff „siderophil" in meinem Sinne kaum erst deswegen verworfen werden, weil dieses Wort hie und da in einem etwas abweichenden Sinne angewandt wird.

II.

Gehen wir jetzt zu den von NAUMANN empfohlenen Methoden zum Nachweis der Eisenbakterien über! Obgleich seine ganze Arbeitsweise recht primitiv ist und dem Verständis keine Schwierigkeiten bietet, habe ich sie doch nach NAUMANN „vollständig mißverstanden". Deshalb stellt er seinen „prinzipiellen Arbeitsgang" nochmals zusammen. Da diese Beschreibung eigentlich nichts Neues enthält, so brauche ich hier wohl nicht abermals auf die eingehende Kritik der NAUMANNschen Methoden einzugehen und kann mich nur auf einige kurze Bemerkungen beschränken.

Zunächst über die sog. Glasscheibenmethode. Nebenbei sei bemerkt, daß diese Methode schon seit langem von verschiedenen Botanikern zum Auffangen mikroskopischer Wasserpflanzen angewandt wurde. Ich habe mich mit diesem Verfahren zum erstenmal vor ca. 25 Jahren im Laboratorium von Prof. S. NAWASCHIN bekannt gemacht, wo man Deckgläser auf einige Zeit in Aquarien einzutauchen pflegte, um Diatomeenaufwüchse zu erhalten. An sich ist wohl diese Methode weder gut noch schlecht: alles hängt davon ab, wie man sie benutzt. Sie kann manchmal wertvolle Ergebnisse erbringen, wie es bei meiner nach NAUMANNs Ausdruck erfolgreichen Bearbeitung des komplizierten *Gallionella*-Problems der Fall war. Sie kann aber auch in anderen Fällen versagen oder sogar zu ganz falschen Schlüssen führen, wie uns besonders die NAUMANNschen, den Eisenbakterien gewidmeten Arbeiten lehren.

Der Grundfehler von NAUMANN, wie auch von einigen anderen Eisenbakterienforschern, z. B. von ELLIS, liegt darin, daß er, von

einer falschen Idee über die eigenartige Beschaffenheit des Eisenbakterienplasmas irregeführt („Chromophobie“ usw.), keine zuverlässige Methode ausarbeiten konnte, um die Zellen dieser Mikroorganismen von den manchmal auf rein physikalisch-chemischem Wege entstandenen Eisenoxydpartikelchen oder sogar von den im eisenhaltigen Niederschlag eingeschlossenen verschiedenen unbelebten Körnchen, kleinen Löchern usw. zu unterscheiden. Daß dem wirklich so ist, habe ich schon in meiner Monographie auf Grund einer eingehenden Analyse der von NAUMANN bis 1925 veröffentlichten Arbeiten gezeigt. Hier möchte ich nur darauf aufmerksam machen, daß die soeben publizierte Mitteilung von NAUMANN (1928b) ein neues schlagendes Beispiel einer solchen Konfusion bringt. In seinen „Untersuchungen über die Eisenorganismen Schwedens“ (1921) stellte er eine neue Eisenbakterienart — *Monosiderocapsa* — auf. Aus der soeben erschienenen Mitteilung erfahren wir, daß es „keine Schwierigkeiten macht, eine wirkliche *Monosiderocapsa* in rein chemischer Weise herzustellen“!

Besonders interessant ist, daß NAUMANN es für sein großes Verdienst zu halten scheint, daß er mehrmals seine warnende Stimme gegenüber der Verwechslungsmöglichkeit zwischen biogenen und abiogenen Bildungen erhob. Und doch fällt er selbst einer viel gröberen Verwechslung von unbelebten Körnchen mit Bakterienzellen zum Opfer!

Nun kann man fragen, ob es vielleicht wirklich so schwierig ist, die Zellen von Eisenbakterien innerhalb des unorganisierten Eisenoxydniederschlags aufzufinden. Ich muß hervorheben, daß die Aufgabe wohl nicht schwieriger ist, als viele andere, welche jeder Mikrobiologe alltäglich mit Hilfe allgemein bekannter Färbungsmethoden mit Erfolg löst. Es genügt z. B., daß auf die übliche Weise hergestellte Ausstrichpräparat mit Gentianaviolett zu färben: die violett gefärbten Zellen treten zwischen den ihre gelbe oder rostbraune Farbe beibehaltenden Eisenoxydpartikelchen recht deutlich hervor. Vortreffliche Dienste leistet auch eine andere Methode, die darin besteht, daß man das Präparat zunächst mit $K_4FeCy_6 + HCl$, dann mit Wasser und schließlich mit $J + KJ$ bearbeitet. Der intensiv blaue Berlinerblauniederschlag stellt einen schönen Grund für die komplementär (gelb) gefärbten Bakterienzellen dar.

Wenn die Methoden zum Nachweis von Eisenbakterien so einfach sind, so fragt es sich, wie es zu erklären ist, daß auf diesem Gebiet von Zeit zu Zeit noch solche Fehler, wie diejenigen

von NAUMANN, stattfinden können. Die Frage ist leicht zu beantworten, wenn man die Arbeiten von diesem Verfasser etwas aufmerksamer studiert.

Die Grundmethode von NAUMANN, die er als „eine außerordentliche Methode zur Kontrastfärbung“ der Eisenbakterien empfiehlt, stellt bloß eine Berlinerblauprobe dar. Dabei zeichnen sich die Bakterien scharf „in weiß gegen den blauen Hintergrund“ ab (NAUMANN, 1921, S. 41—42).

Es sei bemerkt, daß auf den nach der Berlinerblaumethode bearbeiteten Aufwuchspräparaten nicht nur Bakterien, sondern auch einige andere Gebilde, wie z. B. die so häufig hier in Rostflecken vorkommenden Kleinlöcher, ebenfalls in weiß gegen blau hervortreten. Diese letzteren können leicht von einem wenig erfahrenen Beobachter für Bakterienzellen gehalten werden. Wie ich in meiner Monographie gezeigt habe, fand eine solche Verwechslung bei NAUMANN wirklich manchmal statt.

„Auf diese Weise“ (d. h. unter Anwendung der Berlinerblaumethode), sagt der Verfasser, „wird leicht eine Menge von früher unbekannten eisenfällenden Bakterien nachgewiesen.“ Aus dem Vorigen ist es einleuchtend, wie wenig Gewicht auf alle diese „Entdeckungen“ zu legen ist. Es genügt, an die *Monosiderocapsa* zu erinnern!

Aus der letzten Mitteilung von NAUMANN (1928a) erfahren wir, daß er bei seinen Untersuchungen auch die Bearbeitung der Aufwuchspräparate mit J + KJ anwendete. Ich muß hervorheben, daß diese Methode allein kaum bessere Dienste als die Berlinerblauprobe leisten kann. Denn sie läßt ja die Bakterienzellen in gelb gegen den gelben Hintergrund (Eisenoxydhydrat) hervortreten. Erst die Kombination von diesen beiden Färbungsmethoden, worauf NAUMANN leider nicht gekommen ist, gibt wirklich schöne und zuverlässige Ergebnisse.

Welche Methode zum Nachweis von Eisenbakterien NAUMANN selbst als die beste betrachtet, darüber ist leider unmöglich eine klare Vorstellung auf Grund seiner letzten Mitteilungen zu gewinnen. Wenn er in der ersten (1928a) die Berlinerblaumethode besonders empfiehlt und darauf hinweist, daß auf diese Weise eine Reihe von Eisenbakterien und darunter z. B. die Gattung *Siderocystis* nachgewiesen werden kann, so finden wir in der zweiten Mitteilung (1928b) in dem Abschnitt „Methoden zum Nachweis von Eisenbakterien“ kein Wort über diese Methode. Aus diesem Artikel erfahren wir dagegen, daß „am besten sich JJK und

Gentianaviolett bewährt haben .... Nur so gelingt z. B. das Nachweisen von Gattungen wie *Siderocystis, Siderothece* u. a."

Ich brauche wohl hier kaum weiter auf die kritische Analyse der von NAUMANN in die Eisenbakterienforschung eingeführten Methoden einzugehen, die er in so liebenswürdiger Weise auch meiner Aufmerksamkeit empfiehlt. Letzten Endes haben wir doch ein sicheres Kriterium, um jede wissenschaftliche Methode praktisch leicht und richtig zu beurteilen: es genügt, die unter Anwendung dieser Methode erworbenen Ergebnisse zu bewerten und mit denen zu vergleichen, welche sich auf anderen Wegen erreichen ließen. Von diesem Standpunkt aus ist wohl kaum die „*Monosiderocapsa*-Methode" von NAUMANN einer weiteren Prüfung zu unterwerfen.

In einem einzigen Punkt bin ich mit NAUMANN unbedingt einverstanden, wenn er „ein System von physiologisch fest bestimmten und rein gezogenen Arten" für das Endziel der Eisenbakterienforschung erklärt. „Von diesem Endziel", sagt er weiter, „sind wir allerdings noch weit entfernt." Und dies ist wohl richtig. Doch muß ich leider hinzufügen, daß wir meiner Überzeugung nach dieses Endziel niemals erreichen werden, wenn wir NAUMANN in seiner Arbeitsweise folgen!

Kiew, im April 1928.

Literatur.

CHOLODNY, 1926: Die Eisenbakterien. Beiträge zu einer Monographie.

NAUMANN, 1921: Untersuchungen über die Eisenorganismen Schwedens. K. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 62.

—, 1928a: Über den Begriff „Eisenorganismus". Ber. d. D. B. G., Bd. 46, S. 135.

—, 1928b: Siderogone Organismen und die Bildung von Seenerz. Ber. d. D. B. G., Bd. 46, S. 141.

WINOGRADSKY, 1888: Über Eisenbakterien. Bot. Ztg., Bd. 46.

---

35. Elisabeth Schiemann: Chromosomenzahlen in der Gattung Aegilops.

(I. Mitteilung.)

(Mit Tafel VIII und IX.)

(Eingegangen am 24. April 1928. Vorgetragen in der Aprilsitzung.)

In Band 44 dieser Berichte (1926) hat TSCHERMAK über zwei fertile und konstante Gattungsbastarde, *Aegilops ovata* × *Triticum dicoccoides* und *Ae. ovata* × *Tr. durum*, die er *Aegilotricum* nennt, berichtet. Diese Beobachtung gab dem in letzter Zeit wieder stark in den Vordergrund getretenen Gedanken, daß die Gattung *Aegilops* mit den tetraploiden Weizen der EMMER-Reihe (n = 14) bei der Erzeugung der hexaploiden Weizen der DINKEL-Reihe (n = 21) mitgewirkt habe, neue Nahrung. So ist es begreiflich, daß nicht nur von theoretischen, sondern auch von praktisch-züchterischen Gesichtspunkten aus eine weitere Bearbeitung dieser Gattungskreuzungen Erfolg versprechend schien. Sie sind deshalb an den verschiedensten Stellen der Welt aufgenommen worden und eine Reihe von Publikationen liegt bereits vor oder ist in der nächsten Zeit zu erwarten.

Da die Entstehung der *Aegilotricum*typen durch BLEIER zytologisch (durch unterbliebene Konjugation) aufgeklärt worden ist, so war auch die jeweilige zytologische Untersuchung des Materials von Interesse.

Ich hatte nun Gelegenheit, das von E. BAUR 1926 in Kleinasien gesammelte Material, das im Institut für Vererbungsforschung sogleich zu Kreuzungen in größerem Umfange verwendet wurde, zytologisch zu untersuchen, und möchte hier kurz über meine bisherigen Ergebnisse, die wenigstens, was die Zahlen anbetrifft, heute schon abgeschlossen sind, berichten. Eine ausführlichere Darstellung der Untersuchungen soll im Anschluß an genetische Versuche später folgen. Dort soll auch auf die Literatur näher eingegangen werden.

Unser Material ist von Dr. EIG — Tel Aviv, Palestina — bestimmt worden, der im letzten Winter (Dezember—März) im Herbar des Berliner Museums, Dahlem, die Gattung *Aegilops* durchkontrolliert und nach der von ihm aufgestellten systematischen Einteilung in 6 Sektionen neu geordnet hat.

Vor kurzem ist nun eine Monographie von ZHUKOVSKY unter dem Titel Specierum Generis *Aegilops* L. Revisio Critica im Bulletin of applied Botany Leningrad erschienen. ZHUKOVSKY kommt hinsichtlich der Sektionseinteilung zu gewissen weiteren Aufteilungen, auf die hier nicht eingegangen werden kann. Ganz abweichend von EIG ist, was ja verständlich ist, seine Bezeichnung der Sektionen.

Wenn ich trotzdem im folgenden der EIGschen Einteilung und Bezeichnung folge, deren Veröffentlichung nach brieflicher Mitteilung bevorsteht, so geschieht es, weil meine Untersuchungen auf ihr fußen und die Bezeichnung unseres Materials nach dem neugeordneten Berliner Herbar bereits durchgeführt war.

Aus früheren Untersuchungen sind für die Gattung *Aegilops* die Chromosomenzahlen haploid 7, 14 und 21 bekannt, also die gleichen Zahlen wie beim Weizen, aber in anderer Verteilung und Häufigkeit; während dort die Zahl 7, die man als die Grundzahl einer polyploiden Reihe ansieht, nur schwach vertreten ist, halten sich bei *Aegilops*, wie gezeigt werden soll, beide Zahlen etwa die Wage. Der großen Gruppe der hexaploiden Weizen *Tr. Spelta, vulgare, sphaerococcum* sind dagegen hier nur vereinzelte Typen an die Seite zu stellen.

In der Sectio *Pleionathera* Eig[1]) ist bisher 14 als haploide Zahl gefunden. Untersucht ist *ovata* von PERCIVAL, BLEIER, SAX (in Red. tlg.) und KIHARA (somatisch), *triuncialis* (Red.) von PERCIVAL.

Zur Sectio *Monoleptathera* gehört nur die Species *cylindrica*, die nach SAX 14 Chr. ha besitzt.

Aus der Sectio *Platystachia* mit den Species *speltoides*, *bicornis*, *longissima* gibt PERCIVAL für *speltoides* Tausch 7 Chr. ha an.

In der Sectio *Pachystachia* mit den Species *squarrosa*, *crassa* und *ventricosa* findet sich eine Mannigfaltigkeit in den Zahlen, indem PERCIVAL für *squarrosa* 7, für *ventricosa* 14 und für *crassa* 14 und 21 angibt, KIHARA *squarrosa* dagegen nicht als diploid, sondern als tetraploid bezeichnet (nach Wurzelspitzen). Ebenso fand EMME (unveröffentlicht, mitgeteilt bei ZHUKOVSKY) eine Form von *crassa*, die nicht hexaploid, sondern tetraploid ist.

Es fehlen also einmal vollständig die Sektionen *Athera* mit der Species *mutica* und *Macrothera* mit den Arten *uniaristata*, *comosa* und *caudata*, andererseits eine große Anzahl von Species aus

---

1) Stets nach dem Berliner Herbar.

den anderen Sektionen. Aus dem mir zur Verfügung stehenden Material konnte ich einen Teil dieser Lücken ausfüllen und damit zugleich die Grundlage schaffen, auf der weitere Gattungskreuzungen, die im ersten Jahre mehr willkürlich gemacht wurden, planmäßig aufgebaut werden können.

Kleinasien ist nach den Darstellungen von ZHUKOVSKY das Hauptentwicklungs- und -verbreitungszentrum der Gattung *Aegilops*; so hatte ich den Vorteil, Material aus allen Sektionen, außer der letzten, *Athera* (in die nur die Species *mutica* gestellt ist), zu besitzen.

Für die Sectio *Macrothera*, aus der noch keine Zählungen vorliegen, habe ich untersucht:

1. *uniaristata* aus Maltepe am kleinasiatischen Ufer gegenüber Konstantinopel (Taf. VIII, Fig. 4);
2. von *comosa* vom gleichen Standort die var. *subventricosa* (identisch mit *Ae. Heldreichii*) (Taf. VIII, Fig. 3);
3. von *caudata* die var. *polyathera*, von der BAUR Material aus Angora und aus Konia (Taf. VIII, Fig. 1) — beides die gleiche Varietät — mitgebracht hat.

Alle 3 Arten haben haploid 7 Chromosomen, gezählt wurden diese für *uniaristata* (Taf. IX, Fig. 7) und *comosa* (Fig. 8) an Wurzelspitzen, bei *caudata* im jungen Fruchtknotengewebe und in Narbenpapillen (Fig. 9). Die Sexualzellen waren zu spät fixiert.

In der Sectio *Platystachia* gibt PERCIVAL für *speltoides* Tausch ha 7 an. Die Art *speltoides* umfaßt jedoch zwei sehr verschiedenartige, aber monofaktoriell mendelnde Typen, die EIG als var. *typica* und var. *ligustica* bezeichnet. *Speltoides* Tausch ist identisch mit var. *ligustica* Eig und ist durch eine spontan zerfallende Ähre ausgezeichnet; *speltoides* var. *typica* Eig wird gewöhnlich als *Aeg. Aucheri* Boiss. bezeichnet und articuliert bei sonst zäher Spindel am Grunde der Ähre. Ich habe beide Typen in somatischen Teilungen und in der Reduktionsteilung untersucht und kann für beide die von PERCIVAL für „*speltoides* Tausch" angegebene Zahl ha 7 bestätigen (Fig. 11—13).

Aus der polyploiden Sectio *Pachystachia* habe ich in Übereinstimmung mit PERCIVAL und KIHARA bei *ventricosa* in P. M. Z. 14 Chr. (Met. + Diak.) gefunden (Fig. 10); mein Material dafür stammt aus Weihenstephan — ich erhielt es seinerzeit als *Aeg. cylindrica* —, wie überhaupt die älteren Bestimmungen, was sowohl EIG als auch ZHUKOVSKY und PERCIVAL hervorheben, oft irrig gewesen sind.

Für die Sectio *Monoleptathera* wurde bei *Aeg. cylindrica* $2n = 28$ in Übereinstimmung mit SAX gefunden.

Ich komme nun zu der für meine Ergebnisse interessantesten Sectio *Pleionathera*, die zugleich die artenreichste ist.

EIG faßt in diese die Arten *ovata*, *triuncialis*, *triaristata*, *biuncialis*, *variabilis* und *Kotschyi* zusammen, von denen ZHUKOVSKY *triuncialis* als monotype Sectio *Surculosa* abtrennt. Bisher ist für diese Gruppe ha 14 für *ovata* von PERCIVAL, BLEIER und SAX (Red. tlg.) und KIHARA (somat.) gezählt und ha 14 für *triuncialis* (Red. tlg.) von PERCIVAL. Ich kann die Zahl 14 für *triuncialis* bestätigen nach Material aus Konia und aus dem Taurus (Fig. 6), beides aus P. M. Z.; ebenso für *ovata* nach Material aus Maltepe.

Das BAURsche Material enthielt von der Species *ovata* nur die var. *anatolica* (Taf. VIII, Fig. 2), die sich von der *typica* durch eine starke Verlängerung der sterilen Ährenspitze unterscheidet. Hier fand ich, abweichend von den Zählungen an *ovata typica*, statt 14 ha nur 7 Chromosomen ha, nach Material sowohl aus Angora als auch aus dem Taurus. Gezählt wurden P. M. Z., E. M. Z. und Wurzelspitzen (Taf. IX, Fig. 1—5).

Es zeigt sich damit, daß neben der Sectio: *Pachystachia* noch eine weitere, morphologisch in eine Sektion zu stellende Gruppe von Species verschiedene Chromosomenzahlen aufweist.

Über weitere Untersuchungen an dieser Section soll demnächst berichtet werden.

Berlin-Dahlem, Institut für Vererbungsforschung der Landw. Hochschule, im Mai 1928.

Figurenerklärung zu Tafel VIII.

Bedauerlicherweise täuscht das Raster bei Taf. VIII eine gedrehte Struktur der Grannen vor, was sich leider ohne erhebliche Kosten nicht mehr abändern ließ.

Fig. 1. *Aegilops caudata* var. *polyathera*.
Fig. 2. „ *ovata* var. *anatolica*.
Fig. 3. „ *comosa* var. *subventricosa*.
Fig. 4. „ *uniaristata*

Figurenerklärung zu Tafel IX.

Die Ortsnamen bezeichnen den Fundort, die Nummer dahinter bezieht sich auf das Institutssortiment. Die Reduktionsteilungsbilder stammen aus den P. M. Z.

Fig. 1.	*Aegilops ovata* var. *anatolica*	(Angora 11 — Wurzelspitzen)	$2n = 14$
„ 2.	„ „ „ „	(Taurus 11 — Diakinese) . .	$n = 7$
„ 3.	„ „ „ „	(„ 11 — Metaphase I) .	$n = 7$
„ 4.	„ „ „ „	(„ 11 — Anaphase I) . .	$n = 7$
„ 5.	„ „ „ „	(„ 11 — Metaphase II) .	$n = 7$

Fig. 6. *Aegilops triuncialis* (Taurus 3 — Metaphase I) . . . . . n = 14
„ 7. „ *uniaristata* (Maltepe 21 — Wurzelspitze) . . . . 2 n = 14
„ 8. „ *comosa* var. *subventricosa* (Maltepe 19 — Wurzelspitze) 2 n = 14
„ 9. „ *caudata* var. *polyathera* (Konia 2 — Fruchtknotenboden) 2 n = 14
„ 10. „ *ventricosa* ([Weihenstephan] — Metaphase I) . . . n = 14
„ 11. „ *speltoides typica* (Adana 3 — Diakinese) . . . . . n = 7
„ 12. „ „ var. *ligustica* (Adana 20 — Metaphase I) . n = 7
„ 13. „ „ „ „ („ 11 — „ II) . n = 7

Sämtliche Figuren sind mit dem Zeichenapparat Leitz, Öl-Immersion 1/12, Compens.-Okular 8, gezeichnet und unreduziert wiedergegeben.

---

36. E. Werth: Zur Kenntnis des postglazialen Klima- und Vegetationswechsels.

(Mit Tafel X und 1 Abbildung im Text.)

(Eingegangen am 26. April 1928. Vorgetragen in der Aprilsitzung.)

Daß der Wechsel des Klimas bei uns von der letzten Eiszeit bis heute nicht in einem einfachen, allmählichen Abklingen der glazialen Verhältnisse sich geltend gemacht hat, sondern daß zwischen dem endgültigen Ende der letzten großen Phase des Eiszeitalters und jetzt wenigstens eine, die heutigen klimatischen Durchschnittswerte übertreffende postglaziale „Wärmeperiode“ bestanden hat, ist längst allgemein anerkannt worden. Keine Einigung der Ansichten hat sich aber bisher darüber erreichen lassen, ob das postglaziale Wärmemaximum mit einem, im Verhältnis zum heutigen, mehr kontinentalen („borealen“ bzw. „subborealen“) oder mehr ozeanischen Klima („atlantisch“) zusammengefallen ist, sowie ferner auch darüber nicht, ob ein einmaliger oder mehrmaliger Wechsel der bezeichneten Klimatypen in der besagten Zeitperiode bestanden hat.

Bekannt ist ferner und wiederum auch allgemein anerkannt, daß das geologische Geschehen in dem bezeichneten Zeitabschnitte sich für die um die Ostsee und Nordsee gelegenen Länder Europas vornehmlich in umfangreichen Niveauverschiebungen geäußert hat. So zwar, daß im allgemeinen dem Schwinden des letzten Eises eine lang andauernde langsame Hebung der entlasteten Länder gefolgt ist, dem, verhältnismäßig spät, eine Senkung im Bereiche des südlichen Gestades von Ost- und Nordsee sich angeschlossen

hat. Für jeden mit klimatologischen Arbeiten Vertrauten muß es klar sein, daß solche umfangreichen Verschiebungen zwischen Land und Meer nicht ohne Einfluß auf das jeweilige Klima in der näheren und weiteren Umgebung geblieben sein können. Dieser Einfluß ist unter allen Umständen mit in Betracht zu ziehen bei Forschungen über die postglaziale Geschichte des Klimas und der Vegetation in Nord- und Mitteleuropa, selbst wenn man überhin noch mit einer oder mehreren allgemeineren Klimaveränderungen glaubt rechnen zu müssen. Es ergibt sich damit zunächst die Aufgabe, zu untersuchen, ob die in Betracht kommenden biologischen Tatsachen, aus denen auf einen bestimmten Klimacharakter geschlossen wird, sich für die Postglazialzeit den aus den eben angedeuteten geologischen Verhältnissen abzuleitenden Klimaveränderungen ungezwungen einpassen lassen oder nicht.

Die Untersuchungen GUNNAR ANDERSSONs[1]) über die jetzige und frühere Verbreitung der Hasel in Schweden sind seit über 30 Jahren bekannt. Trotzdem bilden sie aber auch heute noch den besten und klarsten Beweis für die Realität des postglazialen Wärmemaximums. ANDERSSON verlegt dieses Wärmemaximum — zweifellos mit Recht — in die geologische *Litorina*zeit, d. h. in die Periode der postglazialen Zeitspanne, in der auch in Schweden ein salziges Meer weiter landeinwärts reichte als die heutige Ostsee (Karte 1, Taf. X). Die heutige Nordgrenze der Hasel hält sich in ostwestlicher Erstreckung im ganzen nahe dem 60. Breitengrad. Eine deutliche Abweichung erfährt die Grenzlinie jedoch unter dem Einfluß des Atlantik an der norwegischen Westküste wie auch unter dem des Baltik im Bereiche des Bottnischen Busens. An beiden Stellen wird die Nordgrenze erheblich gegenüber ihrem sonstigen Verlauf nach Norden verschoben. Eine ozeanische Beeinflussung der Nordgrenze liegt an diesen beiden Punkten damit offensichtlich zutage. Da nun aber die von ANDERSSON festgelegte frühere (postglaziale) Nordgrenze (vgl. Karte 1, Taf. X) im gleichen Sinne, nur weiter landein- und nordwärts verschoben, verläuft, so kann es meines Erachtens auch nur eine Verstärkung des Klimas im ozeanischen Sinne gewesen sein, die diese ehemalige Nordgrenze bedingt hat. Und das kann nur in der *Litorina*zeit gewesen sein.

Nicht nur daß damals das das heutige Ostseebecken erfüllende Meer (vgl. Karte 1, Taf. X) viel weiter landeinwärts reichte, nein es

---

1) Vgl. u. a. G. ANDERSSON: Die Entwicklungsgeschichte der skandinavischen Flora. Wissenschaftliche Ergebnisse des Internationalen Botanischen Kongresses Wien 1905 (Jena 1906), S. 76 ff.

hatte infolge einer breiteren und tieferen Verbindung mit der Nordsee auch erheblich salzreicheres, also mehr ozeanisches und damit wärmeres Wasser als die heutige Ostsee. Erwiesen wird der stärkere Salzgehalt des *Litorina*meeres bekanntlich durch die weitere Verbreitung Salzwasser liebender Tiere im *Litorina*meer. Karte 1, Taf. X zeigt dies an Hand des Namen gebenden Fossils *Litorina litorea*. Daß solche gewaltigen Arealverschiebungen zusammen mit der Vertiefung und Vergrößerung des Ostseebeckens auch ganz erhebliche Verschiebungen der Isothermen mit sich bringen müssen, ist eklatant. Wenn ANDERSSON daher aus der ehemaligen Haselgrenze ein Plus von 2,5° in den für das Reifen der Haselfrucht in Betracht kommenden Spätsommermonaten berechnet, so wird niemand darin einen Widerspruch erblicken können zu den geologischen und daraus zu folgernden klimatischen Verhältnissen, wie sie zur *Litorina*zeit in dem in Betracht kommenden Gebiete geherrscht haben müssen.

Ergibt sich so klar und eindeutig, daß für die *Litorina*zeit eine erhebliche Verschiebung der Temperaturen im Sinne eines verstärkten ozeanischen Einflusses unbedingt anzunehmen ist, so ist es doch andererseits sehr schwer, für die einzelnen zur Untersuchung stehenden Landgebiete zu einer bestimmten festen Zahl für die Größe dieser Klimaverschiebung gegenüber den gegenwärtigen Verhältnissen zu kommen. Immerhin glaube ich auf Grund der angedeuteten geologischen und paläontologischen (die Flora zunächst unberücksichtigt lassenden) Verhältnisse für Deutschland als das äußerste Minimum eine Verschiebung der Januar-Isotherme um 2½° unbedingt annehmen zu dürfen. Die Karte 2, Taf. X zeigt, in welch umfangreichem Maße schon dadurch die klimatischen Verhältnisse von Grund auf verändert erscheinen. Über fast ganz Deutschland erstreckte sich vermutlich zur *Litorina*zeit ein rheinisches bzw. französisches Winter-Klima.

Stehen nun die in Deutschland für die Postglazialzeit festgestellten Tatsachen zur Vegetationsgeschichte mit den aus dem geologischen Verhalten soeben abgeleiteten Klimaverhältnissen in Widerspruch? Im folgenden können in Anbetracht des zur Verfügung stehenden knappen Raumes nur einige der allerwichtigsten Profile herangezogen werden. Keineswegs möchte ich aber dabei den Satz unterstreichen: „Alle Alluvialstratigraphie hat von den Mooren auszugehen“[1]), sondern im Gegenteil gerade solche Profile

1) K. v. BÜLOW: Methoden, Erfolge und Möglichkeiten der modernen Alluvialgeologie, besonders in Norddeutschland. Sitzungsberichte der Preuß. Geolog. Landesanstalt, Heft 2 (Berlin 1927), S. 39--47.

heranziehen, die uns einen Konnex mit dem geologisch sicher und einwandfrei Festgestellten sichern. Wenn z. B. K. v. BÜLOW (a. a. O. S. 46) den Flachmoortorf unter dem älteren *Sphagnum*torf Nordwestdeutschlands mit dem Boreal und der *Ancylus*periode der skadinavischen Forscher gleichsetzt und gar die Kjökkenmödinger-Kulturstufe mit dem älteren *Sphagnum*torf parallelisiert, so vergißt er offenbar, daß die bestuntersuchten Hochmoore Nordwestdeutschlands, die Marschenmoore, von einer mächtigen Serie mariner Schichten (z. T. wechsellagernd mit küstennahen Landbildungen) unterlagert werden, welche (allgemein und unbestritten als *Litorina*ablagerungen erkannt) wiederum in weiter Verbreitung auf Torfbildungen ruhen, die ihrer Flora nach viel eher dem Boreal und ihrer statigraphischen Stellung nach unbedingt der *Ancylus*zeit zugeschrieben werden müssen. Damit stimmt das Profil (S. 332, rechts) dann auch gut überein mit schwedischen Moorprofilen, z. B. dem Ryggmossen bei Upsala, wo wir bei Gelegenheit der 5. Internationalen pflanzengeographischen Excursion 1925 erbohrt sahen über einem Untergrund von *Yoldia*-, *Ancylus*- und *Litorina*ton: Süsswassergyttja, Flachmoortorf, älterer und jüngerer *Sphagnum*torf mit einem Grenzhorizont zwischen den beiden letzteren.

Die beiden folgenden Profile aus Nordwestdeutschland (Kieler Förde, n. C. A. WEBER[1]), und Kehdinger Moor mit Marschuntergrund in den Mündungsgebieten von Elbe und Weser, n. VIRCHOW[2]), SCHUCHT[3]), WEBER)[4] und ERDTMAN[5]) werden den von mir gestellten Forderungen gerecht und lassen sich untereinander leicht in Vergleich bringen. Zunächt zeigen sie die bekannte Aufeinanderfolge in der Einwanderungszeit unserer wichtigsten Waldbäume: Birke, Kiefer, Eiche, Buche etc. — und lassen demgemäß eine Unterscheidung in Birken-, Kiefern-, Eichen-, Buchenzeit zu — und damit in klimatologischer Hinsicht zunächst nur ein allmähliches Günstigerwerden des Klimas vom Schluß der Eiszeit bis heute,

1) C. A. WEBER: Ueber *Litorina*- und *Prälitorina*-Bildungen der Kieler Förde. ENGLERS Botan. Jahrb., Bd. 35, 1. Heft, Leipzig 1904, S. 1—54.

2) K. VIRCHOW: Das Kehdinger Moor und seine landwirtschaftliche Meliorierung durch Marschboden. Landw. Jahrb., 9. Bd., Berlin 1880, S. 999—1039.

3) F. SCHUCHT: Das Kehdinger Moor. Jahrb. d. Preuß. Geolog. Landesanstalt, 1902, S. 629—638.

4) C. A. WEBER: Das Moor des Steinkammergrabes von Hammah. Prähistorische Zeitschr., 15. Bd., 1924, S. 40 ff.

5) G. ERDTMAN: En pollenanalytisk undersökning av torvprov från Jadebukten och Weserestuariet. Svensk Botanisk Tidskrift, Bd. 21, Heft I, 1927, S. 91.

entsprechend den jeweiligen klimatischen Verhältnissen an der jetzigen Nordgrenze der genannten (führenden) Baumarten (vgl. Karte 1).

Kieler Förde.	Elb- und Wesermündung.
Wasser, 4,5 m.	Heidehumus.
Schlammige Moorerde mit Mya, 2 m.	Jüngerer *Sphagnum*torf, 4 m, vorwiegend: Birke, Eiche, Kiefer, Buche.
(n. MUNTHE = Bronzezeit)	Grenztorf = Bronzezeit (n. WEBER).
Meerlebertorf mit *Paralia sulcata*, *Litorina litorea*, *Ostrea* etc.; Eiche, Erle, Linde, Buche, Hainbuche, Kiefer, Birke, Hasel; die Buche nach oben fortgesetzt häufiger werdend, selten Fichte.	Älterer *Sphagnum*torf, 0,60 bis 2 m, vorwiegend: Erle und Eiche, ferner Kiefer, Ulme, Hasel, Hainbuche; Buche erst im oberen Teil. Vollneolithicum (n. WEBER).
	Bruchwaldtorf, vorwiegend Birke.
	Darg (Schilftorf) 1 m.
	Höchststand des *Litorina*meeres (= 7000 Jahre vor heute [n. KEILHACK] = Ende des Mesolithicums).
	Bis 20 m Schlick = Ablagerungen des *Litorina*meeres, zum Teil wechsellagernd mit Torf.
*Scorpidium*torf, wenig Kiefer, Birke, Erle, Eiche, Linde, Hasel, einzeln Apfel u. Pappel.	
*Cladium*torf, ca. ¾ m, Kiefer, Eiche, wenig Birke und Erle.	Torf (Moorlog) mit viel Erle, ferner Eiche, Linde.
Mesolithische Kulturschicht . . .	
*Hypnum*torf, Kiefer, Birke, Eiche fraglich.	Torf, vorwiegend Kiefer, Birke und Hasel, ferner Ulme.
Kalkmudde, Birke, Pappel, Kiefer.	Torf, vorwiegend Kiefer, ferner Birke und Hasel.
	Torf, Birke vorwiegend, Kiefer.
Diluvialer Untergrund.	Älterer Untergrund.

Dabei ist zu bemerken, daß die Nordgrenze der Birke noch etwas über die der Kiefer hinausgeht und daß die Nordgrenze der Eiche nahezu mit der auf der Karte dargestellten der Hasel übereinstimmt; sie zeigt aber eine weniger starke ozeanische Beeinflußung

an der atlantischen Küste sowohl wie am Bottnischen Meere. Erle (*Aln. glutinosa*), Linde (Winterl.), Ulme (Feld- oder Bergulme) und natürlich Hasel können dabei der Eiche (in klimatologischer Hinsicht) ungefähr gleichgesetzt werden. Desgleichen entsprechen sich Buche und Hainbuche. Die beiden letzteren treten im Kieler Profil auch gleichzeitig, und zwar bald nach dem Beginn der Ueberflutung des Ostseebeckens durch das *Litorina*meer (Meerlebertorf) auf.

Aus der Tatsache, daß diese letztere Gruppe (Buche, Hainbuche) erst geraume Zeit nach der vorigen Gruppe (Eiche etc.) auftritt, darf fernerhin der Schluß gezogen werden, daß der klimatische Sprung, der zwischen dem Auftreten beider Gruppen liegt, nicht den Verhältnissen am Westende unserer Buchenlinie (Karte 1) entspricht, sondern mehr den Verhältnissen in Rußland. D. h. mit anderen Worten, wir können daraus schließen, daß bis zum Auftreten der Buche und Hainbuche das Klima sich zu einem solchen mit entschieden ozeanischem Charakter gewandelt hatte. Und das stimmt damit überein, was die geologische Ausdeutung der Profile uns lehrt: Die Buche und Hainbuche treten erst auf, nachdem die *Litorina*senkung seit geraumer Zeit begonnen hat. Des weiteren deuten auf einen gesteigerten ozeanischen Einfluß im Klima des Landes zu der angegebenen Zeit interessante Feststellungen auf den deutschen Mittelgebirgen. Von den Brockenmooren wußte man schon längst, daß sie in ihrem Untergrunde eine subfossile Flora bergen, die mit der heutigen dortigen Vegetation wenig übereinstimmt[1]) und durch das Vorkommen von Eiche, Linde und Buche auf eine ehemalige weit höhere Laubholzgrenze hinweist[2]). Im gleichen Sinne bewegen sich die Untersuchungsergebnisse von RUDOLPH und FIRBAS im Erz- und Riesengebirge[3]). Für das letztere stellen diese Autoren eine postglaziale Erhöhung der Laubholzgrenze um ca. 400 m fest. Daraus errechnet sich aber (wenigstens auf Grund der meteorologischen Stationen der deutschen Seite des Gebirges) z. B. für die Reifemonate der Haselnuß (August, September) eine Temperaturdifferenz von 2,5°, was

---

1) J. STOLLER: Die Moore des Oberharzes. Erläut. zu Bl. Harzburg der Geolog. Karte v. Preußen, 2. Auflage, Berlin 1914, S. 119—122.

2) WENDT u. v. BÜLOW: Ein Pollendiagramm aus dem Brockengebiet. Centralblatt f. Min. etc. 1927, S. 277—287.

3) K. RUDOLPH und F. FIRBAS: Die Hochmoore des Erzgebirges. Beih. z. Bot. Centralbl. XLI., Abt. II, 1924. — Dieselben: Die Moore des Riesengebirges. Ebenda XLIII. Abt. II, 1927.

beiläufig dasselbe ist, was G. ANDERSSON (s. o.) für die postglaziale Verschiebung der Haselgrenze in Schweden berechnet hatte.

Mehr oder wesentlich anderes läßt sich meines Erachtens auch aus anderen Profilen Deutschlands nicht herauslesen. Das eine oder andere derselben reicht tiefer herab und bildet damit einen innigeren Konnex mit den Glazialablagerungen selbst, wie z. B. das Profil von Nusse in Holstein mit seinem *Dryaston (Dryas, Betula nana, Salix polaris, S. reticulata* etc.)[1]). Auch die „Moorlog"proben aus dem Gebiete der Doggerbank in der Nordsee führen als *Prälitorina*bildungen z. T. noch *Betula nana*[2]). Die Oberflächen-Moore Nordostdeutschlands, am Frischen und Kurischen Haff, liegen ebenfalls auf Bildungen des *Litorina*meeres oder gleichaltrigen fluviatilen Deltaablagerungen. Und auch hier sehen wir diese Ablagerungen in dem bekannten Profil von Cranz von einem Torf mit borealer oder boreal-subarktischer Flora unterteuft[3]). Den submarinen Torfen der Doggerbank entsprechen an der Ostsee die torfigen Ablagerungen auf der Oderbank[4]). Und wie die ostfriesischen Düneninseln auf einem Sockel von marinen Ablagerungen der *Litorina*zeit ruhen, so an der Ostsee die Nehrungen[5]) und auch das umfangreiche Dünengebiet der Swinepforte, auf Grund dessen KEILHACK[6]) den Höchststand des *Litorina*meeres auf 7000 Jahre berechnen konnte.

---

1) P. RANGE: Das Diluvialgebiet von Lübeck und seine Dryastone. Zeitschrift f. Naturwissenschaften, Bd. 76, Stuttgart 1903, S. 161—272. — C. A. WEBER in H. A. WEBER: Über spät- und postglaziale lakustrine und fluvialtile Ablagerungen in der Wyhraniederung bei Lobstädt und Borna. Abhandlungen des Naturwissenschaftl. Vereins zu Bremen, XXIV. Bd., 1. Heft, S. 242, 244 und 246.

2) s. WHITEHEAD und GOODSCHILD: some notes on „Moorlog", a peaty deposit from the Doggerbank in the North-Sea. Essex Naturalist vol. 16 pt. I, S. 51—60, 1909.

3) HESS VON WICHDORF: Erläuterungen zu Blatt Bledau der Geolog. Karte von Preußen, Berlin 1914, S. 30 ff. — C. A. WEBER: Die Moostorfschichten im Steilufer der Kurischen Nehrung zwischen Sarkau und Cranz. ENGLERS Botan. Jahrb., Bd. 42, 1908, S. 38—48. — H. PREUSS: Die Vegetationsverhältnisse der deutschen Ostseeküste. Schriften d. Naturforschenden Ges. in Danzig, Neue Folge, 13. Bd., Danzig 1911—1914, S. 45 ff. (daselbst S. 76).

4) W. DEECKE: Die Oderbank, N. von Swinemünde, IX. Jahresb. der Geogr. Ges. zu Greifswald, 1903—1905, Greifswald 1905, S. 201—213.

5) Die älteren Dünenbildungen (Parabeldünen) auf ihnen fallen in das Vollneolithicum (vgl. u. a. HESS VON WICHDORF: Geologie der Kurischen Nehrung. Abhandlungen der Preuß. Geolog. Landesanstalt, Neue Folge, Heft 77, 1919), die jüngeren Dünen (Wanderdünen) sind ganz jung historisch.

6) K. KEILHACK: Die Verlandung der Swinepforte. Jahrb. d. Preuß. Geolog. Landesanstalt f. 1911, II, S. 209—244.

Die Profile Mittel- und Süddeutschlands pflegen denen Norddeutschlands gegenüber den Unterschied zu zeigen, daß gleichzeitig oder nur wenig später mit der Kiefer auch die Fichte — die in den norddeutschen Profilen nur eine ganz untergeordnete Rolle spielt — auftritt, und daß statt der Hainbuche im Süden die Edeltanne als Begleiter der Buche, häufig sogar für diese oder mit ihr herrschend, auftritt[1]). Als Beispiel süddeutscher postglazialer Profile sei hier das Federseebecken, am unmittelbaren Rande der Jungmoränen des Rheingletschers, genommen (n. WEBER u. GAMS-NORDHAGEN[2]), wo auch die Spezialliteratur nachzulesen ist).

120 cm Hochmoor: zu oberst *Pinus montana*, in geringer Tiefe *La-Tène*-Funde, *Eriophorum vag.*, *Scheuchzeria*,
Siedlung der älteren Hallstattzeit, vorherrschend Eiche, viel Erle, Kiefer und Tanne, weniger Buche, Hainbuche, Hasel und Linde.
Seggentorf, u. a. Kiefer, Tanne, Erle, Birke, Eiche, Buche, Hainbuche.
65 cm Flachmoor: Vollneolithische Pfahlbauten mit Weizen, Gerste, Flachs. Esche, Eiche, Buche, Birke, Bergahorn, Fichte, Erle, Sommerlinde.
35 cm Lebertorf: *Najas*.
60 cm Seekreide: Obere Schichten reichlich Eiche, spärlich Buche und Hasel.
Tiefer: Fichte und Kiefer.
In den tiefsten Schichten Birke u. Zitterpappel.
Glazialton mit *Salix polaris*.

Bemerkenswert ist in diesem Profil vor allem, daß auch hier erst lange nach der Einwanderung der Buche das Vollneolithicum in die Erscheinung tritt und gleichzeitig mit ihm die Sommerlinde, deren heutige Nordgrenze noch wesentlich tiefer liegt als die der Buche.

Ein sehr umstrittener Punkt in der postglazialen Klimaabfolge ist das sog. Subboreal, das zwischen das atlantische Klimaoptimum der *Litorina*zeit und die zu den jetzigen Verhältnissen überleitende „subatlantische“ Klimaphase als trockene, kontinentale Periode

1) Als Beispiel mitteldeutscher Profile vgl. H. WEBER a. a. O.

2) H. GAMS und R. NORDHAGEN: Postglaziale Klimaänderungen und Erdkrustenbewegungen in Mitteleuropa, Heft 25 der landeskundl. Forschungen, herausgegeb. von der Geographischen Ges. in München, Heft 25, München 1923 (daselbst S. 144 ff).

eingesetzt wird. Ja, von der herrschenden Schule wird bekanntlich sogar das absolute Temperaturmaximum der gesamten Postglazialzeit auf dieses Boreal bezogen. Und das BLYTT-SERNANDERsche System: Boreal, Atlantisch, Subboreal, Subatlantisch, gilt vielfach als so selbstverständlich auch außerhalb seines skandinavischen Ursprungsgebietes, daß man beim Lesen neuerer Schriften sehr häufig den Eindruck gewinnt, daß es sich für weitere Forschungen in anderen Ländern nur darum handeln könne, dieses System auch dort zu bestätigen. Das ist sicher nicht im Sinne der BLYTT-SERNANDERschen Schule. Denn L. VON POST, der verdiente Begründer der pollenanalytischen Forschungsmethode in ihrer heutigen Form, hat selbst wiederholt auf den geringen Wert von voreiligen wald- und klimageschichtlichen Schlüssen nach Untersuchung vereinzelter, weit auseinanderliegender Moore hingewiesen.

Da, wo die pflanzenführenden Postglazialprofile oben mit einer Hochmoorserie abschließen, wird der sog. Grenzhorizont — falls vorhanden, was bei den nordwestdeutschen Mooren die Regel ist — dem Subboreal gleichgesetzt. Da aber sonst in diesen Profilen, in der floristischen Zusammensetzung bzw. Verteilung der Waldbäume, eine sich einschaltende Trockenphase nicht weiter erkennbar zu sein pflegt, und andererseits der Grenzhorizont von verschiedenen Autoren auf die allerverschiedensten Zeitperioden bezogen wird: vom Boreal der *Ancylus*periode bis zur Zeit von Christi Geburt, so mußte bisher dem „Grenzhorizont" als klimatische Trockenperiode eine allgemeine Anerkennung versagt bleiben. Der Grenzhorizont ist (nach der Definition von C. A. WEBER[1])) ein Denudationsniveau des „älteren" *Sphagnum*torfs, auf das sich unvermittelt der „jüngere" *Sphagnum*torf legt. Von untergeordneter Bedeutung ist dabei, ob sich diesem Denudationsniveau anschließend noch eine besondere Torfschicht (Reiser-, Wollgras- oder Heidetorf u. ä.) zwischen älterem und jüngerem *Sphagnum*torf einschaltet. Es würde einer Klärung der Bedeutung des Grenzhorizontes sicherlich sehr dienlich sein, wenn in der Literatur wirklich nur das der Definition WEBERs entsprechende und nicht alle möglichen „Äquivalente" als Grenzhorizont ausgegeben würden.

Der Grenzhorizont, der, wie WEBER meines Erachtens einwandfrei nachgewiesen hat, im Kehdinger Marschenmoor (und vielleicht auch bei den anderen großen nordwestdeutschen Hoch-

---

1) C. A. WEBER: Grenzhorizont und Klimaschwankungen. Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Bremen, Bd. XXVI, 1926, Heft 1, S. 98—106.

mooren) in die Bronzezeit fällt, wird von anderen (z. B. RAMANN[1])) als eine normale Erscheinung in der natürlichen Hochmoorentwicklung aufgefaßt. Sollte es jedoch gelingen, was bisher in keiner Weise der Fall ist, den Grenzhorizont in regionaler Verbreitung mit Sicherheit überall wirklich auf ein und dieselbe Zeitphase zu beziehen, so würde auch dann noch daran zu denken sein, ihn mit dem Abklingen der großen atlantischen Klimaphase der Postglazialzeit in Zusammenhang zu bringen. Dieses Abklingen läßt sich ja sowohl geologisch (Landhebung im Nordbaltikum) als auch paläofloristisch (die oben erörterten Verschiebungen der Nord- und Höhengrenzen) belegen. Es ließe sich meines Erachtens sehr wohl vorstellen, daß durch das Abklingen des extrem atlantischen Klimacharakters der *Litorina*zeit die Oberfläche des „älteren" *Sphagnum*torfs austrocknete, daß aber später, nach dem ganz erheblichen Zusammensinken des abgestorbenen Moores, auch ohne nochmalige Klimaumkehr wiederum ein Wachstum der *Sphagnum*-moose möglich wurde.

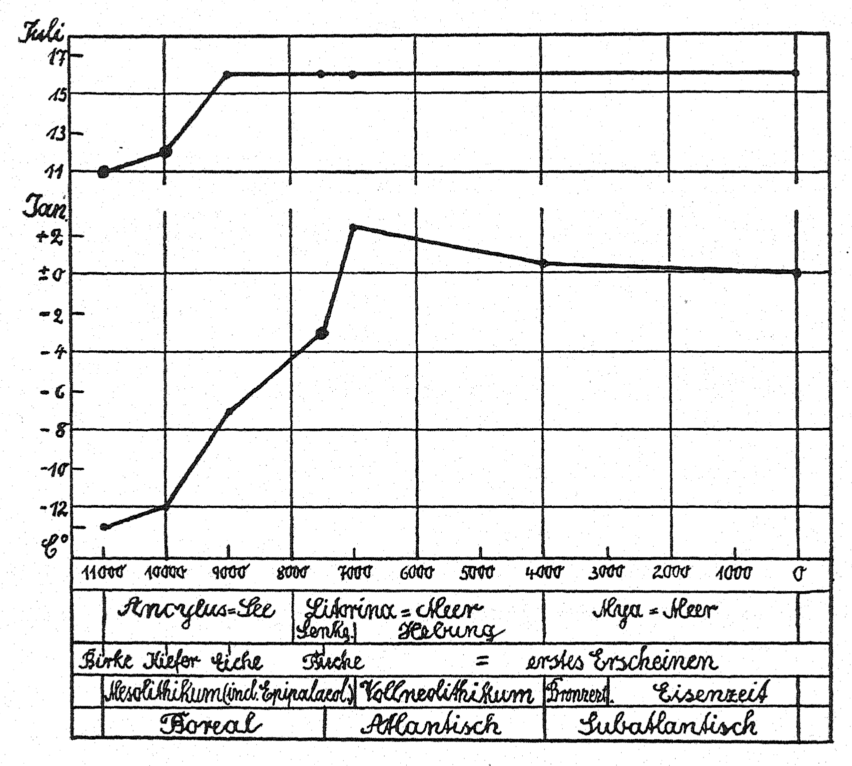
Da, wie gesagt, in den Profilen, die nicht mit Hochmoorbildungen abschließen, meines Erachtens in keiner Weise an entsprechender Stelle das Auftreten einer klimatischen Trockenperiode (Subboreal) durch die floristische Zusammensetzung angezeigt erscheint — Pflanzen wie *Medicago minima* und *Prunus mahaleb* z. B. kann ich nicht als Indikatoren nach dieser Richtung hin anerkennen, da ihre heutige Verbreitung eine deutliche atlantische Komponente erkennen läßt; ebenso ist die Saubohnenkultur in ihrer heutigen Verbreitung in Deutschland und den Nachbarländern entschieden atlantisch eingestellt und nicht umgekehrt — und auch im geologischen Geschehen der in Betracht kommenden Zeitphase man keinerlei Momente erkennen kann, die für einen Sprung ins Trockene in klimatologischer Hinsicht gedeutet werden könnten, so erscheint mir einstweilen eine irgendwie ausgesprochene subboreale Klimaperiode, für Deutschland jedenfalls, nicht hinreichend begründet. Und das postglaziale Temperaturmaximum dürfte, wie aus obigem hervorgeht, nur auf die große atlantische *Litorina*zeit bezogen werden können[2]).

---

1) E. RAMANN: Beziehungen zwischen Klima und dem Aufbau der Moore. Zeitschrift der Deutschen Geolog. Ges., 62. Band, 1910, Aufsätze S. 136—142.

2) Auch die postglazial-wärmezeitliche Nordgrenze von *Trapa natans* entspricht durchaus einer klimatischen Verschiebung im ozeanischen Sinne und wiederum ziemlich genau einer Temperaturdifferenz von 2,5° für die Fruchtreifemonate.

Es würde sich nach dem Gesagten, unter Berücksichtigung der klimatischen Ansprüche der leitenden Waldbäume und der Entfernung des Beobachtungspunktes von der jeweiligen Küstenlinie, etwa für das Mündungsgebiet der Elbe (d. h. ca. mitten zwischen den beiden oben gegebenen Profilen an Nord- und Ostsee) ungefähr die folgende Klimakurve (Textabb.) ergeben. Sie



Postglaziale Klimaabfolge ungefähr für das Gebiet der Elbmündung.

zeigt zunächst einen starken Wärmeanstieg von der kalten und kontinentalen *Ancylus*zeit — die Ostsee lag weithin trocken und war im übrigen ein Binnensee, die Küste der Nordsee verlief etwa vom nördlichsten Jütland nach dem mittleren England, der „Kanal" war geschlossen — gegen die *Litorina*periode, in deren Höhepunkt die stärkste Annäherung der Sommer- und Winterkurve, d. h. also das am meisten ozeanische Klima erreicht wird. Während die Sommerkurve schon längst etwa das gegenwärtige Maß erreicht hat und augenscheinlich ungefähr auf demselben dauernd stehenbleibt, fällt

die Winterkurve zur Gegenwart wieder langsam ab (Übergang vom atlantischen zum subatlantischen Klima). Das jeweilige Klima entspricht danach beim Erscheinen der Birke, wie weiter der Kiefer, ungefähr dem der Halbinsel Kola an den jeweiligen Polargrenzen der gen. Bäume, das Klima beim Erscheinen der Eiche etwa dem des nördlichen Mittelschwedens, beim Erscheinen der Buche ungefähr demjenigen Südschwedens und während des *Litorina*höhepunktes ungefähr dem Südostenglands. Betreffs der in der Figur angegebenen absoluten Zeitzahlen vergleiche man alles Nähere bei E. WERTH: Der fossile Mensch, Berlin 1922, S. 564—571. Es sind ferner in die Figur auch die Kulturen des Menschen eingetragen, wozu die oben gegebenen Profile, ferner u. a. C. A. WEBER: Grenzhorizont und Klimaschwankungen, und: Das Steinkammergrab von Hammah verglichen werden können. In dem Kieler Profil ist in dieser Hinsicht besonders bemerkenswert, daß dort die mesolithische Kultur (Campignien) bereits auftritt, ehe mit Sicherheit die Eiche erschienen ist und lange vor der ersten Überflutung durch das *Litorina*meer und der Einwanderung von Buche und Hainbuche. Das Campignien gehört daher hier evident in die *Ancylus*zeit, was seit langem jedem Geologen geläufig ist[1]), was aber von den Archäologen aus nichtigen typologischen Gründen anscheinend ungern zugegeben wird. Andererseits reicht das Mesolithicum bis in den Höhepunkt der *Litorina*überflutung: es ist in Südskandinavien mehrfach mit den Strandwällen des Höchststandes des *Litorina*meeres verknüpft.

Figurenerklärung zu Tafel X.

Fig. 1. Punktierte Flächen: Ausbreitung des Meeres zur *Litorina*-Zeit.
Pfeillinie: Jetzige Ostgrenze (Rügen, Bornholm) von *Litorina litorea* und der Weg bis zu ihrer Nordgrenze zur *Litorina*-Zeit.
Unterbrochene Linien: Nordgrenzen von:
Kiefer (nördliche Linie); Hasel (mittlere Linie), dazu in Punktlinie: frühere Nordgrenze der Hasel in Schweden;
Buche (südliche bzw. südwestliche Linie).

Fig. 2. Doppelschraffiertes Gebiet: Mittlere Januartemperatur 0° und wärmer.
Einfach schraffiertes Gebiet: Mittlere Januartemperatur —2,5° bis 0°.

1) Vgl. z. B. F. WANSCHAFFE, Geologie und Oberflächengestaltung des Norddeutschen Tieflandes, Stuttgart 1921, S. 441 und 442.

37. H. Bethge: Über die Kieselalge Sceletonema subsalsum (A. Cleve) Bethge.

(Aus der biologischen Abteilung der Landesanstalt für Wasser-, Boden- und Lufthygiene, Berlin-Dahlem.)

(Mit Tafel XI.)

(Eingegangen am 3. Mai 1928. Vorgetragen in der Maisitzung.)

Der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Dr. KOLKWITZ verdanke ich ein Material aus dem Frischen Haff bei Königsberg vom 30. Juni 1926, das in großer Menge eine *melosira*artige Form enthielt, die mir bisher in Deutschland noch nicht begegnet war. Sie stimmte auffällig mit der von ASTRID CLEVE-EULER (1) aus salzhaltigen Gewässern bei Stockholm beschriebenen *Melosira subsalsa* A. Cleve überein. Nun gibt aber HUSTEDT in seiner neuesten Bearbeitung der Kieselalgen (2) eine von ihm im Süßwasser holsteinischer Seen gefundene *Stephanodiscus subsalsus* Hustedt als Synonym zu der CLEVEschen *Melosira subsalsa* an, die nach der Zeichnung und Beschreibung mit der mir vorliegenden Art nicht identisch sein kann.

Bevor ich auf die Untersuchung der fraglichen Form eingehe, seien zunächst die Begleitorganismen aufgeführt, um die ökologische Eingliederung zu kennzeichnen. In dem mit Formalin fixierten Material konnten folgende Formen festgestellt werden:

Cyanophyceae.

Microcystis aeruginosa Kütz.
Coelosphaerium Kützingianum Näg.
Merismopedia glauca (Ehr.) Näg.
Aphanizomenon flos aquae (L.) Ralfs
Anabaena macrospora Kleb.
Anabaena flos aquae (Lyngbye.) Bréb.
Anabaena spiroides Kleb.
Lyngbya limnetica Lemm.

Protococcales.

Pediastrum duplex Meyen.
Oocystis pelagica Lemm.
Scenedesmus obliquus (Turp.) Kütz.
Scenedesmus acuminatus (Lagerh.) Chod.
Scenedesmus quadricauda (Turp.) Bréb.
Crucigenia Tetrapedia (Kirchn.) W. u. G. S. West.
Dictyosphaerium Ehrenbergianum Näg.
Ankistrodesmus falcatus (Corda) Ralfs.
Ankistrodesmus setigerus (Schröd.) G. S. West.

Diatomatae Kolbe.

Melosira ambigua O. Müll.
„ *granulata* (Ehr.) O. Müll.
Cyclotella comta (Ehr.) Kütz.
„ *Meneghiniana* Kütz.
Coscinodiscus Oculus Iridis Ehr.
„ *Rothii* (Ehr.) Grun.
Stephanodiscus Hantzschii Grun.
„ *astraea* (Ehr.) Grun.
Chaetoceras spec. (nur eine Cyste gefunden).
Diatoma vulgare Bory.
„ *elongatum* Agh.
Fragilaria brevistriata Grun.
„ *construens* (Ehr.) Grun.
„ *pinnata* Ehr.
„ *elliptica* Schum.
Synedra pulchella Kütz.
„ *acus* Kütz.
„ *capitata* Ehr.
„ *affinis* Kütz.
Achnanthidium lanceolatum var. *dubium* Cl.
Cocconeis placentula Ehr.
„ *scutellum* Ehr.
Amphiprora paludosa W. Sm.
Diploneis elliptica Kütz.
Caloneis amphisbaena Bory.
Anomoeoneis serians Bréb.
Navicula cuspidata var. *ambigua* Ehr.
„ *Rotaeana* Rab.
„ *peregrina* Ehr.
„ *Reinhardti* var. *gracilior* Grun.
„ *salinarum* Grun.
„ *cincta* (Ehr.) Grun.
„ *hungarica* Grun.
Navicula hungarica var. *linearis* Oestr.
„ *viridula* var. *slesvicensis* (Grun.) Cl.
„ *radiosa* Kütz.
„ *tuscula* Ehr.
„ *gastrum* (Ehr.) Donk.
„ *placentula* (Ehr.) Ralfs.
„ *pusilla* W. Sm.
Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Cl.
„ *attenuatum* (Kütz.) Cl.
Pleurosigma elongatum W. Sm.
Gomphonema constrictum Ehr.
„ *Augur* Ehr.
„ *olivaceum* var. *calcareum* Cl.
Rhoicosphenia curvata (Kütz.) Grun.
Cymbella cistula var. *insignis* Meist.
Amphora commutata Grun.
„ *ovalis* var. *pediculus* Kütz.
Epithemia turgida (Ehr.) Kütz.
Rhopalodia gibberula (Kütz.) O. Müll.
Rhopalodia ventricosa (Grun.) O. Müll.
Bacillaria paradoxa Gmel.
Nitzschia tryblionella var. *salinarum* Grun.
„ *Brébissoni* W. Sm.
„ *linearis* (Ag.) W. Sm.
„ *commutata* Grun.
„ *acicularis* Kütz.
Hantzschia amphioxys var. *capitata* Pant.
Cymatopleura elliptica var. *ovata* Grun.
Campylodiscus noricus Ehr.

Flagellatae.

Dinobryon sertularia Ehr.

Protozoa.

Tintinnidium fluviatile Stein.

Rotatoria.

Synchaeta pectinata Ehr.
Triarthra brachiata Rouss.
" *longiseta* Ehr.
Polyarthra platyptera Ehr.
Brachionus angularis Gosse.
" *pala* Ehr.
Brachionus pala forma amphiceros (Ehr.) O. F. Müll.
" *bakeri* O. F. Müll.
" *urceolaris* O. F. Müll.
Anuraea cochlearis Gosse.

Von den Diatomeen, über deren Ökologie, was den Salzgehalt der Gewässer anbelangt, wir namentlich durch die Arbeiten von HUSTEDT (1), KOLBE (1) und KRASSKE (1) gut unterrichtet sind, muß man als euhalob (KOLBE) ansehen:

Coscinodiscus Oculus Iridis
Chaetoceras spec.

Mesohalob sind:

Synedra pulchella
Cocconeis scutellum (bis euhalob)
Amphiprora paludosa
Navicula peregrina
" *salinarum*
Pleurosigma elongatum
Amphora commutata
Bacillaria paradoxa
Nitzschia tryblionella var. *salinarum*

Als halophil können bezeichnet werden:

Cyclotella Meneghiniana
Diatoma elongatum
Caloneis amphisbaena
Navicula cincta
" *pusilla.*

Die übrigen Formen sind indifferent oder ihre Stellung im Halobien-System ist noch nicht sichergestellt.

Halophobe Arten fehlen völlig.

Nach dem biologischen Befunde handelt es sich also um eine in schwach salzigem Wasser lebende Gemeinschaft, was durch die chemische Untersuchung der Landesanstalt bestätigt wird. Nach dieser Analyse enthielt das Wasser an zwei Stellen, an denen *Melosira subsalsa* A. Cl. auftrat, 1100 mg bzw. 1420 mg Chlor in einem Liter. Das würde, auf NaCl umgerechnet, einem Salzgehalt von 1,81 ‰ bzw. 2,34 ‰ entsprechen. Nun gibt ASTRID CLEVE-EULER für die schwedischen Gewässer, in denen sie *M. subsalsa* fand, einen Salzgehalt von 0,5 bis 5 ‰ an. Die für das Frische Haff angegebenen Werte liegen also ebenfalls innerhalb dieser Grenzen.

Um die Identität der vorliegenden Form mit der erwähnten *Melosira subsalsa* sicherzustellen, übersandte ich eine Probe meines Materials an Frau Dr. ASTRID CLEVE-EULER, die mir liebens-

würdigerweise bestätigte, daß *M. subsalsa* vorliegt. Nach ihrer Ansicht ist die Königsberger Form etwas größer, gröber und mehr verkieselt, als die in den Stockholmer Gewässern enthaltene.

Nach dem Königsberger Material läßt sich die Form folgendermaßen beschreiben:

Sceletonema subsalsum **(A. Cl.) Bethge** = *Melosira subsalsa* A. Cl., non *Stephanodiscus subsalsus* Hust.

Zellen sehr zart, wenig verkieselt, zu Fäden vereinigt. Die Schalenansicht ist kreisförmig (Fig. 1), am Rande mit deutlichen, etwa 1 μ von einander entfernt stehenden Poren. Gürtelbandansicht gewöhnlich rechteckig, mit geraden Disken und geraden oder schwach tonnenförmig gebogenen Seitenwänden. Eine Struktur ist nicht wahrnehmbar. In manchen Fäden sind einzelne benachbarte Valven durch starke Verkieselung ausgezeichnet. Von den Diskusflächen gehen parallel zur Pervalvarachse 1—3 borstenartige, kräftige, kurze Stacheln aus (Fig. 2—4)[1]. Vereinzelt runden sich die Disken zweier benachbarter Zellen ab, rücken auseinander und bilden *sceletonema*-artige Kieselstäbchen aus, durch die sie in Verbindung bleiben. Gewöhnlich sind mehrere Zellen desselben Fadens derart umgebildet, so daß schließlich Fäden entstehen können, die denen von *Sceletonema costatum* (Grev.) Grun. auffallend ähnlich sind (Fig. 5 und 6). Die Analogie dieser Kieselstäbchen mit den entsprechenden Gebilden bei *Sceletonema* zeigt sich auch darin, daß sie an der Stelle, wo die Fortsätze zweier Zellen aufeinander stoßen, kleine, kugelige Anschwellungen bilden. Mitunter sind die Borsten gegabelt (Fig. 7 u. 8), eine Erscheinung, wie sie bei *Sceletonema costatum* ebenfalls beobachtet worden ist. Die Länge der Kieselstäbchen (von Diskusrand zu Diskusrand gemessen) kann bis 6 μ betragen, ihr Abstand von einander 1 bis 1,5 μ. Kieselborsten, wie sie nach HUSTEDT *Stephanodiscus subsalsus* bis zu einer Länge von 35 μ besitzt, konnten bei der vorliegenden Form trotz aller Sorgfalt und trotz Anwendung verschiedener Einbettungsmittel nicht gefunden werden.

Der nur in Einzahl vorhandene Chromatophor ist groß, lappiggebogen, wandständig (vgl. Fig. 9—11). Da ich nur Formalin-

---

1) Die Bedeutung dieser Stacheln ist nicht klar. A. CLEVE-EULER hält sie für Trennungsstacheln, wie sie z. B. bei *Melosira granulata* ausgebildet sind. Möglicherweise hängt ihr Auftreten mit der im folgenden beschriebenen Ausbildung der *sceletonema*-artigen Kieselstäbchen zusammen.

Material zur Verfügung hatte, war das Zellinnere etwas geschrumpft; ich habe daher noch die Chromatophoren nach A. CLEVE abgebildet (Fig. 11).

Der 1 bis 1,5 μ große, kreisrunde Zellkern liegt an der Innenseite des Chromatophors.

Die Breite der Fäden schwankt schwischen 3 und 9,5 μ[1]). Die einzelnen Zellen sind 0,5- bis 2 mal so lang, wie breit. Junge, eben geteilte Zellen sind gewöhnlich verhältnismäßig kurz; die langgestreckte Zellform findet sich namentlich bei schmalen Fäden.

Auf Grund der vorstehend geschilderten Untersuchungsergebnisse stelle ich die Form zu der Gattung *Sceletonema* als *Sceletonema subsalsum* (A. Cl.) Bethge. Offenbar ist sie *Sceletonema costatum* (Grev.) Grun. nahe verwandt, doch rechtfertigt die als normal anzusehende *melosira*-artige Form der Zellfäden ihre Abtrennung als besondere Art.

Gegen die Zugehörigkeit zur Gattung *Melosira* spricht außer der Ausbildung der Kieselstäbchen, deren feinerer Bau genau dem der entsprechenden Gebilde bei *Sceletonema costatum* (vgl. O. MÜLLER [1]) gleicht, auch der Besitz eines Chromatophors[2]). Auch hierin stimmt also die vorliegende Form mit *Sceletonema costatum* überein, während alle Arten von *Melosira* zahlreiche kleine, scheibenförmige Chromatophoren enthalten. Wenn auch der Bau des Chromatophors im allgemeinen bei den Kieselalgen nicht den hohen systematischen Wert besitzt, wie bei anderen Algenklassen, so dürfte doch dieser Umstand zu Gunsten der oben erwähnten Anschauung sprechen.

Dieselbe Form des Chromatophors besitzt nach HUSTEDTs Zeichnung und Beschreibung auch *Stephanodiscus subsalsus* (während alle übrigen *Stephanodiscus*-Arten durch zahlreiche kleine Chromatophoren ausgezeichnet sind). Dieser Umstand brachte mich anfangs zu der Überzeugung, daß die HUSTEDTsche Form mit der vorliegenden identisch sei, zumal HUSTEDT nach Einsicht der Originalpräparate A. CLEVE-EULERs ausdrücklich *Melosira subsalsa* A. Cl. als Synonym angibt. Indessen scheint es sich bei *Stephanodiscus subsalsus* doch um eine andere Form zu handeln. Sie ist zunächst durch den Besitz langer Kieselborsten ausgezeichnet, wie sie bei *Stephanodiscus*-Arten öfter vorkommen. Ferner zeichnet HUSTEDT die Randdornen durchaus *Stephanodiscus*-artig (Fig. 12);

---

1) A. CLEVE gibt nur 3—6 μ an.

2) Dieses Bedenken hat übrigens auch schon A. CLEVE-EULER hervorgehoben.

sie sind daher nicht den Kieselstäbchen von *Sceletonema* gleich gebaut. Endlich ist *Stephanodiscus subsalsus* in reinem Süßwasser gefunden, während *Sceletonema subsalsum* nur in schwach brackigem Wasser aufzutreten scheint. *Melosira subsalsa* A. Cl. ist daher als Synonym zu *Stephanodiscus subsalsus* zu streichen und als solches zu *Sceletonema subsalsum* zu stellen.

Die von VAN GOOR (2) in schwachsalzigen Gewässern Hollands gefundene *Melosira subtilis* v. G. scheint eine echte *Melosira* zu sein, obwohl sie eine gewisse Ähnlichkeit mit *Sceletonema subsalsum* aufweist. Von dieser Form unterscheidet sie indessen das Fehlen der charakteristischen Kieselstäbchen sowie der Besitz von zwei Chromatophoren in jeder Zelle.

An dieser Stelle möchte ich noch auf die eigenartige Formveränderung von *Sceletonema costatum* hinweisen, die KARSTEN (1) genauer untersucht hat. Er hielt *Sceletonema* einmal in bewegtem Wasser und zweitens in ruhigem Wasser. Dabei zeigte sich nach einiger Zeit die merkwürdige Erscheinung, daß in unbewegtem Wasser die Länge der Kieselstäbchen abnahm, wodurch die Zellen mehr und mehr zusammenrückten (Fig. 14). In der Kultur dagegen, die durch beständiges Schütteln in Bewegung gehalten war, behielt *Sceletonema* ihr gewöhnliches Aussehen (Fig. 15).

In diesem Zusammenhang verdient auch die Beobachtung VAN GOORs (1) Beachtung, daß in schwachsalzigen Gewässern Hollands *Sceletonema costatum* erheblich kürzere Kieselstäbchen aufweist (Fig. 16), als in solchen von stärkerem Salzgehalt.

Man kann sich nun vorstellen, daß dieser Umbildungsprozeß weiter fortschreitet. Dann werden schließlich die Stäbchen ganz verschwinden und die Disken sich abflachen; dadurch würden aber die Zellfäden ein *melosira*-artiges Aussehen gewinnen. Nach dieser Auffassung würde also *Sceletonema subsalsum* durch allmähliche Umbildung aus *Sceletonema costatum* als eine Form ruhiger Meeresteile entstanden sein können. Damit würde die Tatsache im Einklang stehen, daß *Sc. subsalsum* bisher nur in ruhigeren, vom Meere abgeschnürten Buchten gefunden ist. Inwieweit freilich außer der geringeren Bewegung des Wassers auch eine Änderung des Salzgehalts dabei eine Rolle spielt, müßte dann noch durch besondere Untersuchungen festgestellt werden.

Über die Verbreitung von *Sceletonema subsalsum* ist wenig bekannt. Sie ist bisher nur in schwach salzigen Gewässern bei Stockholm und im Frischen Haff gefunden worden, dürfte aber höchst wahrscheinlich im Ostseegebiet noch mehrfach vorkommen.

Tritt diese Diatomee nur vereinzelt auf, so ist sie bei ihrer Zartheit, die nicht einmal das Austrocknen verträgt, ohne zusammenzufallen, leicht zu übersehen. In den beiden oben genannten Fällen bildete sie dagegen die Hauptmenge des Planktons. Diese Massenentwicklung scheint nur von Zeit zu Zeit (meist im Sommer) aufzutreten; so konnte sie Verf. in einigen Proben, die im Jahre 1927 an derselben Stelle des Frischen Haffs entnommen waren, nicht auffinden. Auch wird sie von SCHULTZ (1) nicht erwähnt, der neuerdings die Kieselalgen der Danziger Bucht genauer untersucht hat.

Zum Schluß ist es mir eine angenehme Pflicht, Frau Dr. ASTRID CLEVE-EULER, Herrn Prof. Dr. R. KOLKWITZ sowie Herrn Dr. R. W. KOLBE für ihr Interesse und ihre liebenswürdige Unterstützung meinen Dank auszusprechen.

Schrifttum.

CLEVE-EULER, A., Das Bacillariaceenplankton in Gewässern bei Stockholm. III. Über Gemeinden des schwachsalzigen Wassers und eine neue Charakterart desselben. Archiv für Hydrob. u. Planktonk. Bd. VII. 1912.

VAN GOOR, A. C. I, (1) Über einige neue und bemerkenswerte Schwebealgen. Rec. des traveaux bot. néerland. Vol. XXI. Amsterdam 1924.

(2) Zur Charakteristik einiger *Melosirinae*. Ebenda.

HUSTEDT, FR, (1) Bacillariales aus den Salzgewässern bei Oldesloe in Holstein. Mitt. Geogr. Ges. Naturhist. Mus. Lübeck. 2. Reihe. Heft 30. 1925.

(2) Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz in RABENHORSTS Kryptogamenflora. Leipzig 1928.

KARSTEN, G., (1) Die Formveränderungen von *Sceletonema costatum* und ihre Abhängigkeit von äußeren Faktoren. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. N. F. Bd. 3.

KOLBE, R. W., (1) Die Kieselalgen des Sperenberger Salzgebiets. Pflanzenforschung, herausg. v. Prof. Dr. KOLKWITZ. Jena 1927.

KRASSKE, G., (1) Diatomeen deutscher Solquellen und Gradierwerke. Archiv für Hydrob. Bd. XVIII. 1927.

MÜLLER, O., (1) Kammern und Poren in der Zellwand der Bacillariaceen. IV. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. XIX, Heft III. 1901.

SCHMIDT, A., (1) Atlas der Diatomaceenkunde. Leipzig 1875 ff.

SCHULTZ, P., (1) Die Kieselalgen der Danziger Bucht. Bot. Archiv. Bd. 13. Heft 3–4. 1926.

Figurenerklärung zu Tafel XI.

Fig. 1. Schalenansicht von *Sceletonema subsalsum* (A. Cl.) Bethge. Vergr. etwa 1150.

Fig. 2. Gürtelbandansicht mit einem Paar stärker verkieselter Valven. Vergr. etwa 500.

Fig. 3. Dasselbe. Vergr. etwa 1150

Fig. 4. Faden mit rippentragenden Valven. Nach CLEVE EULER. Vergr. etwa 800.

Fig. 5. Faden von *Sc. subsalsum*, z. T. mit Kieselstäbchen. Vergr. etwa 1150.

Fig. 6. Faden, in dem fast alle Zellen Kieselstäbchen ausgebildet haben. Vergr. etwa 1150.

Fig 7 u. 8. Valven mit gegabelten Kieselstäbchen. Vergr. etwa 1150.

Fig 9 u. 10. Chromatophor von *Sc. subsalsum.* Mit Formalin fixiert, gefärbt mit Hämalaun. Die Chromatophoren stark geschrumpft. Vergr. etwa 1150.

Fig. 11. Chromatophor nach A. CLEVE-EULER. Vergr. etwa 800.

Fig. 12. *Stephanodiscus subsalsus* nach HUSTEDT. Vergr. etwa 800.

Fig. 13. *Sceletonema costatum* (Grev.) Grun. nach HUSTEDT. Vergr. etwa 800.

Fig. 14. *Sceletonema costatum* in ruhigem Wasser gehalten, nach 44tägigem Stehen. Nach KARSTEN. Vergr. etwa 800.

Fig. 15. *Sceletonema costatum*, in bewegtem Wasser kultiviert. Nach KARSTEN. Vergr. etwa 800.

Fig. 16. *Sceletonema costatum* aus schwach salzhaltigen Gewässern Hollands. Nach VAN GOOR. Vergr. etwa 800.

38. Hans Gradmann: Bemerkungen zur Windefrage.

(Eingegangen am 15. Mai 1928. Vorgetragen in der Maisitzung.)

Die veränderte Haltung, die RAWITSCHER in seinen jüngsten Veröffentlichungen (1927a, 1928) der Windefrage gegenüber einnimmt, scheint darauf hinzudeuten, daß sich allmählich eine etwas einheitlichere Auffassung in dieser Frage durchsetzt. Dieser Hoffnung gibt auch RAWITSCHER Ausdruck. Indes geht auch aus diesen seinen letzten Ausführungen hervor, daß noch wesentliche Gegensätze zwischen den verschiedenen Auffassungen bestehen, die ich nicht gering achten möchte. Aber vielleicht genügt es, sie klar herauszustellen, um sie zu beseitigen.

Zunächst ein paar Worte über eine Frage der Namengebung. RAWITSCHER beanstandet es (1928 S. 220), daß ich Torsionen, die mit Wachstumserscheinungen im Zusammenhang stehen, als „passiv“ bezeichne. Die Bezeichnung stammt nicht von mir, sondern von LINSBAUER (1925 S. 235). Er wendet sie auf die Lasttorsionen an, die an einem wagrecht oder schief befestigten Stengel entstehen, wenn er seine Spitze seitwärts krümmt, und durch deren Gewicht nun eine tordierende Wirkung auf die basalwärts gelegenen Teile ausgeübt wird. Diese Lasttorsionen stimmen ihrem Wesen nach vollkommen überein mit den Torsionen, die entstehen, wenn ein gekrümmter Stengel die Spitze seitwärts aus der bisherigen Krümmungsebene heraus bewegen will und daran durch einen äußeren Widerstand gehindert wird. In beiden Fällen kann der Stengel die Lage nicht einnehmen, die er gemäß dem verschiedenen Längenwachstum seiner Flanken einnehmen müßte. Das eine Mal wird er durch das Eigengewicht, das andere Mal durch einen äußeren Widerstand daran gehindert, aber in beiden Fällen entstehen daraus die gleichen Torsionen. Nennen wir die unter dem Einfluß des Eigengewichts entstandenen Torsionen „passiv“, so sind auch die durch äußere Widerstände herbeigeführten „passiv“. Mir erschien das Wort sehr geeignet, um den Gegensatz zu den „aktiven“ Torsionen, die allein durch das Wachstum bedingt sind, zum Ausdruck zu bringen. Gewiß, die Wachstumsvorgänge sind aktiv, die unseren „passiven Torsionen“ zu Grunde liegen, aber die Torsionen selbst entstehen erst unter dem Einfluß des Eigengewichts oder äußerer Widerstände und

können darum wohl als passiv bezeichnet werden. — Wenn RAWITSCHER von mir sagt: „er nennt sie alle passiv und macht keine scharfe Trennung gegenüber wirklich passiven Torsionen“ (1928b S. 220), so ist mir nicht ganz klar, was er unter „wirklich passiven Torsionen“ versteht. Meint er solche, bei deren Zustandekommen die Pflanze überhaupt nicht mitwirkt, wie es etwa der Fall ist, wenn der Experimentator einen Pflanzenteil ergreift und um die eigene Achse dreht, so handelt es sich ja dabei um gar keinen physiologischen Vorgang, und ich halte eine andere Bezeichnung deshalb nicht für notwendig, weil eine Verwechslung damit wohl kaum in Frage kommt. — Ich will gar nicht bestreiten, daß sich auch der Ausdruck „zwangsläufig aktiv“ verteidigen läßt, obwohl dann die beiden physiologischen Vorgänge, die es auseinanderzuhalten gilt, sehr schwerfällig als „zwangsläufig aktive“ und „nicht zwangsläufig aktive“ Torsionen unterschieden werden müssen. — Aber ist es deshalb notwendig, die einmal eingeführte Nomenklatur, die schon auch überlegt war, wieder umzustoßen?

Was die tatsächliche Beurteilung der fraglichen Torsionen angeht, so bestehen im Grunde keine Gegensätze mehr. Die Behauptung, es handle sich dabei um Geotorsionen, also um aktive Torsionen im engeren Sinn, hat RAWITSCHER nach meiner Veröffentlichung über die passiven Torsionen (1927) vollkommen fallen lassen. Die Erklärung, die er nun von den fortdauernden antidromen Torsionen gibt (1928 S. 219, ähnlich schon 1927b S. 745), steht mit der von mir gegebenen vollkommen im Einklang und enthält, wie er selbst wiederholt betont, nichts wesentlich Neues über diesen Vorgang. Ich war daher einigermaßen überrascht über den mir gemachten Vorwurf: „er bemüht sich auch nicht, in seine (dieses Vorgangs) Ursächlichkeit letzte Klarheit zu bringen“. RAWITSCHER tadelt, ich hätte es unterlassen, darauf hinzuweisen, daß es sich bei der Fortdauer der antidromen Torsionen um einen wesentlich anderen Vorgang handle als bei ihrem ersten Anfang — und dabei habe ich mich gerade bemüht, zu zeigen, daß es immer derselbe Vorgang ist.

Ich hatte auseinandergesetzt, daß eine antidrome Torsion entsteht als Folge eines seitlichen Drucks auf einen gekrümmten Körper („seitlich“ hier gleich mehr oder weniger senkrecht zur Krümmungsebene). Das ist beispielsweise der Fall, wenn ein in horizontaler Ebene gekrümmter Sproß an der geotropischen Aufrichtung gehindert wird, etwa durch eine darüberliegende Glasplatte. Ich habe dann weiter geschlossen: wenn sich ein solches Organ durch

seine Bewegung von dem seitlichen Druck wieder befreit, so hören damit die Bedingungen für die Zwangstorsionen auf. Wird es jedoch in der Reizlage festgehalten, so müssen die Torsionen immer weitergehen (1927 S. 268). Das ist der einfache, logische Schluß, den RAWITSCHER nicht widerlegt hat.

Statt dessen beginnt RAWITSCHER seine eigene Erklärung mit dem Satz: „Man wird sich leicht klarmachen, daß die bisher behandelten „passiven" Torsionen ihr Ende nehmen müssen, wenn das Hindernis erreicht ist, und der Sproß sich ihm angelegt hat" (1928 S. 219). Das ist ein Irrtum: die Torsionen senkrecht befestigter Sprosse beginnen erst, wenn der Sproß sich dem Hindernis angelegt hat, sie nehmen ein Ende, wenn er die Berührung wieder verliert (etwa durch Vorbeigleiten). Werden die Sprosse in dieser Lage festgehalten, so geht die Torsion weiter, weil eben durch die Torsion die untere Flanke auf die dem Hindernis abgewandte Seite zu liegen kommt und durch ihre geotropische Verlängerung einen Druck gegen das Hindernis ausübt (beobachtet an Ranken, s. GRADMANN 1927 S. 264).

Die Entstehung der Torsionen an den in horizontaler Ebene gekrümmten Sprossen wird dann aber von RAWITSCHER ganz in meinem Sinne so dargestellt, daß die untere Flanke sich geotropisch zu verlängern strebt, und daß die entstehende Spannung in diesem Fall, wo eine Aufkrümmung verhindert wird, sich in einer Torsion löst, wobei die untere Flanke auf die Konvexseite wandert, also gerade so, wie ich es bereits 1921 (a S. 379) geschildert habe. RAWITSCHER ist aber offenbar der Meinung, diese seine Schilderung gelte nur für die fortdauernden passiven Torsionen. Sie gilt aber für alle, und darum habe ich die Wanderung der sich verlängernden Flanke gleich zu Anfang besprochen (1927 S. 263 für den Fall, daß sich das Hindernis gegen den Sproß, S. 264 für den Fall, daß sich der Sproß gegen das Hindernis bewegt) und bei der Erörterung der fortdauernden Torsionen nur noch einmal kurz darauf hingewiesen.

Ich habe mir überlegt, wie RAWITSCHER zu der Meinung kommen konnte, es handle sich hier um verschiedene Dinge. Vielleicht dadurch, daß ich bei der allgemeinen Schilderung der passiven Torsionen, wenigstens an der von RAWITSCHER wiedergegebenen Stelle, den seitlichen Druck auf den gekrümmten Körper als die Ursache bezeichne, während er bei den fortdauernden Torsionen nur das Verlängerungsbestreben der dem Hindernis abgewandten Flanke im Auge hat. Das sind aber nur zwei

Ausdrücke für ein und dieselbe Sache: ein Sproß kann nur einen seitlichen Druck auf ein Hindernis ausüben und damit auch einen solchen erleiden, wenn die dem Hindernis abgewandte Seite unter Druckspannung in der Längsrichtung steht, d. h. ein Verlängerungsbestreben besitzt. Ob man den seitlichen Druck oder das Verlängerungsbestreben der Gegenseite als Ursache für die Torsion angeben will, ist ganz gleichgültig. Nachdem ich zu Beginn meiner Ausführungen die Beziehungen zwischen Verlängerungsbestreben und Torsion dargelegt hatte (1927 S. 262), glaubte ich mich nachher mit kurzen Hinweisen begnügen zu können. Nun ist wohl auch dieser Irrtum aufgeklärt.

In der Frage des Lateralgeotropismus kann ich mich kurz fassen. Zwar hält RAWITSCHER noch daran fest, die Flankenkrümmung könnte nur durch Torsionen vorgetäuscht werden und sagt: „Das Wesentliche liegt nicht in der Frage, warum, sondern in der Tatsache, daß diese Torsionen in der Horizontallage des BARANETZKIschen Flankenversuches regelmäßig erfolgen müssen". Sie müssen aber keineswegs regelmäßig erfolgen, sondern nur dann, wenn das überhängende Sproßende ein erhebliches Gewicht hat — und ich habe erst neuerdings wieder (1928) über 60 Flankenkrümmungen an der Bohne verfolgt, ohne daß dabei wesentliche Torsionen aufgetreten wären; sie müßten in verschiedener Richtung erfolgen je nachdem, ob die Spitze nach rechts oder links gekehrt ist, und sie müßten ganz ausbleiben, wenn das freie Sproßende gerade ist. In all diesen Fällen treten aber stets die gleichen Flankenkrümmungen auf, was auch die neueren Untersuchungen von JOST und V. UBISCH (1926) und von mir wieder zeigten. Die Tatsache der geotropischen Flankenkrümmung läßt sich nicht mehr bestreiten.

Ein weiterer, aber nur scheinbarer Gegensatz betrifft die Überkrümmungstheorie. In den beiden schon erwähnten Arbeiten (1927a, 1928) bekämpft RAWITSCHER ständig die „geotropische Überkrümmungstheorie" und meint, ich hätte erst neuerdings, unter dem Druck seiner und TEODORESCOs Untersuchungen, die „Überkrümmungstheorie in ihrer ursprünglichen Form" aufgeben müssen. — Eine „geotropische Überkrümmungstheorie" habe ich nie aufgestellt. Ich habe die Überkrümmungstheorie zum erstenmal (1921a) allerdings am Geotropismus entwickelt, weil mein damaliges Objekt, *Bowiea volubilis,* fast ausschließlich geotropisch reagierte. Auf die Möglichkeit, daß der Phototropismus dieselben Bewegungen veranlassen kann, habe ich aber schon damals aufmerksam gemacht (S. 383). Noch im selben Jahre

(1921b) gelang es mir nachzuweisen, daß es auch autotropische Überkrümmungsbewegungen gibt, und daß bei den Kreisbewegungen der Ranken der Autotropismus gewöhnlich stark beteiligt ist. Seitdem habe ich immer wieder betont, daß die Überkrümmungstheorie an sich mit dem Geotropismus garnichts zu tun hat, und daß es für das Zustandekommen von Überkrümmungsbewegungen nicht darauf ankommt, welche Tropismen wirksam sind, wenn nur überhaupt eine Gleichgewichtslage besteht, der das Organ von allen Richtungen her wieder zustrebt[1]). Die Feststellung RAWITSCHERs (1924), daß Windepflanzen auch am Klinostaten Kreisbewegungen ausführen können, hatte ich schon einige Jahre vorher an Ranken gemacht. Die Kreisbewegung um eine schiefe Achse, bei der der Sproß immer nach derselben Seite geneigt ist, von RAWITSCHER erst kürzlich (1927a) sehr schön an Windepflanzen nachgewiesen, ist mir von den Ranken her sehr gut bekannt. Ich habe sie auch bereits 1921 beschrieben. (Auch an einer Windepflanze hatte ich übrigens noch vor Erscheinen der Mitteilung RAWITSCHERs dasselbe beobachtet [1928 S. 75].) Die Beobachtungen RAWITSCHERs enthalten also nichts grundsätzlich Neues und berühren daher die Theorie der Überkrümmungsbewegung nicht.

Für den besonderen Fall der Windepflanzen sind sie allerdings neu. Als ich in meiner ersten Arbeit die Anwendbarkeit meiner Theorie auf die Bewegungen anderer Windepflanzen als der untersuchten besprach und dabei nur Geotropismus und Phototropismus als wirksame Kräfte ins Auge faßte, da entsprach das dem, was damals über das Verhalten der Windepflanzen bekannt war (nur den Angaben MIEHEs hatte ich damals vielleicht zu wenig Gewicht beigelegt). Nachdem aber von RAWITSCHER und anderen auch die Kreisbewegungen von Windepflanzen am Klinostaten beobachtet worden waren, mußte natürlich auch hier die Mitwirkung des Autotropismus in Rechnung gezogen werden.

---

1) Autotropische Gleichgewichtslage entspricht keineswegs immer einer Geradstreckung. Es kann ebensogut eine bestimmte Krümmung vom Autotropismus angestrebt werden (s. PFEFFER [1901 S. 595], der „autoorthotrop“ und „autocampylotrop“ unterscheidet), zumal wenn bei schief gerichteter Basis noch das Eigengewicht mitspielt. Es ist daher unrichtig, wenn RAWITSCHER (1928 S. 651) als „das Haupterfordernis einer Autotropismus-Überkrümmungstheorie das nacheinander erfolgende Konkavwerden aller Flanken“ bezeichnet. Daß RAWITSCHER Kreisbewegungen beobachtet hat, bei denen dauernd die gleiche Seite konkav bleibt, ist interessant, kann aber die Berechtigung der Überkrümmungstheorie nicht in Frage stellen.

Daß die Feststellungen RAWITSCHERs damit auch für die Beurteilung der Lateralwirkung von Bedeutung werden, habe ich erst kürzlich (1928) ausgeführt. Aber sie lassen sich nicht gegen die Überkrümmungstheorie ins Feld führen, die ja das wirksame Prinzip bei autonomen wie bei aitionomen Kreisbewegungen aufdecken will.

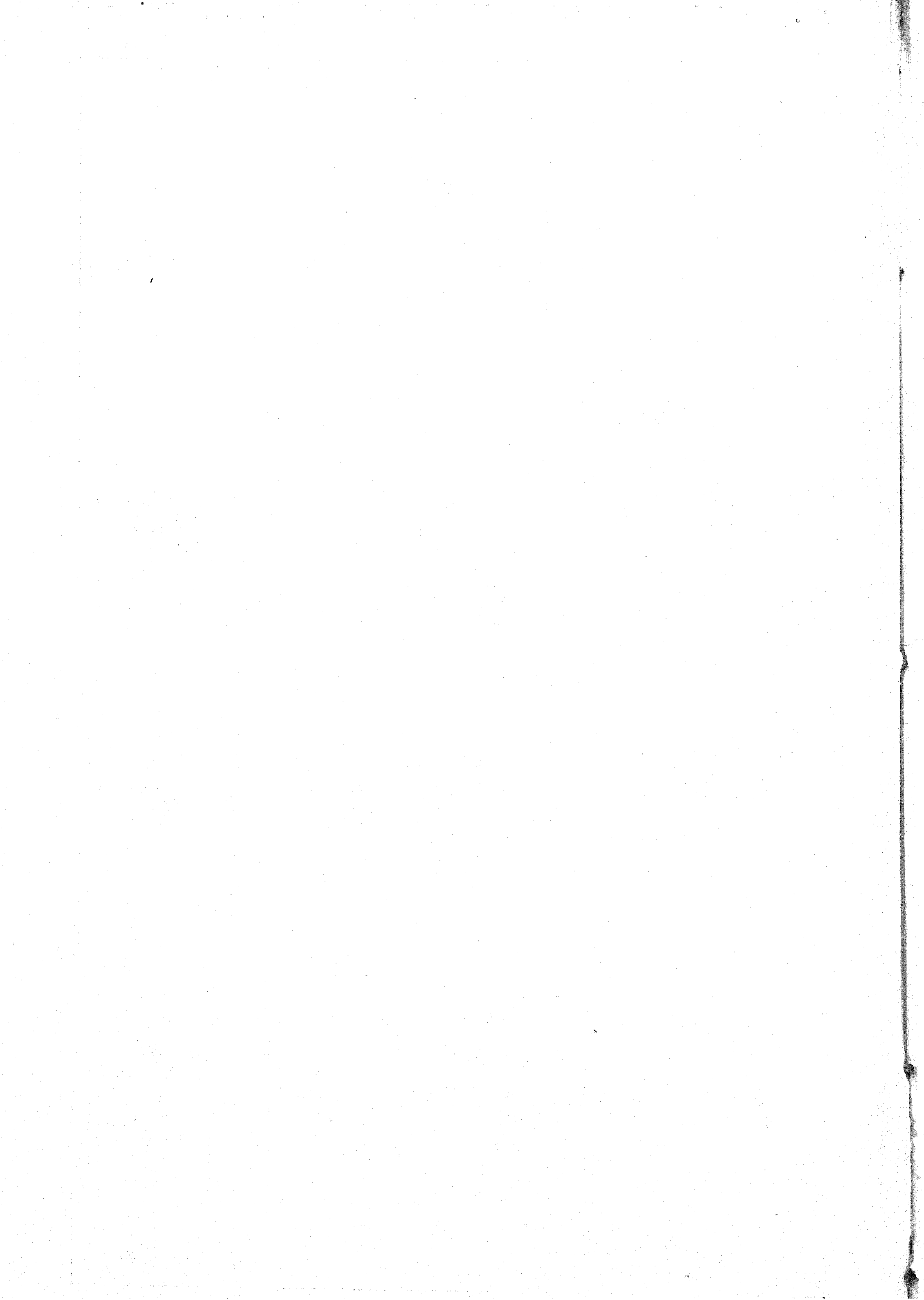
Da aber RAWITSCHER an der Vorstellung festhält, das Wesentliche an der von mir vertretenen Überkrümmungstheorie sei der Geotropismus gewesen, kommt er zuletzt zu dem Schluß: „wenn an die Stelle des Geotropismus hier nun der Autotropismus gesetzt wird, so bedeutet das eigentlich eine sehr starke Annäherung an die Lehre von der Autonomie der Windebewegungen. Denn Kreisbewegungen, die sich autotropisch immer weiter selbst im Gang halten können, ohne Mitwirkung irgendwelcher Außenreize, sind ja wohl von dem nicht mehr weit verschieden, was man sich unter autonom verlaufenden Kreisbewegungen etwa vorzustellen hat“ (1928 S. 221). Ich würde ruhig sagen: sie sind autonom. Das sind sie selbstverständlich. Es fragt sich nur, ob sich RAWITSCHER die autonomen Kreisbewegungen vor Aufstellung der Überkrümmungstheorie auch etwa so vorgestellt hat, wie es diese Theorie aussagt. Eine „Annäherung an die Theorie von der Autonomie der Windebewegungen“ kann ich in der Überkrümmungstheorie jedenfalls nicht erblicken. Denn jene gibt ja an, daß die Bewegungen stets autonom seien und sieht darin das Wesentliche, während sie nach dieser ebensowohl aitionom wie autonom sein können, und vor allem: die Überkrümmungstheorie sucht in das Wesen der Vorgänge einzudringen; sie zeigt, daß eine geotropische Überkrümmungsbewegung nichts ist als eine Kette geotropischer Reaktionen, und daß sich eine autonome Überkrümmungsbewegung nach genau denselben Gesetzen vollzieht und daher als eine Kette autotropischer Reaktionen zu verstehen ist; daß ferner die Bewegung stets um eine Gleichgewichtslage herum vor sich geht und daß keine anderen Kräfte dabei tätig sind als die, welche die Pflanze bei trägerer Reaktion in die Gleichgewichtslage führen; daß die Bewegung in jedem Augenblick bestimmt ist durch die Lage, die eine gewisse Zeit früher eingenommen wurde usw., während die sogenannte „Theorie von der Autonomie“ nichts Positives aussagt, als daß sich die Bewegung aus unbekannten Ursachen vollziehe.

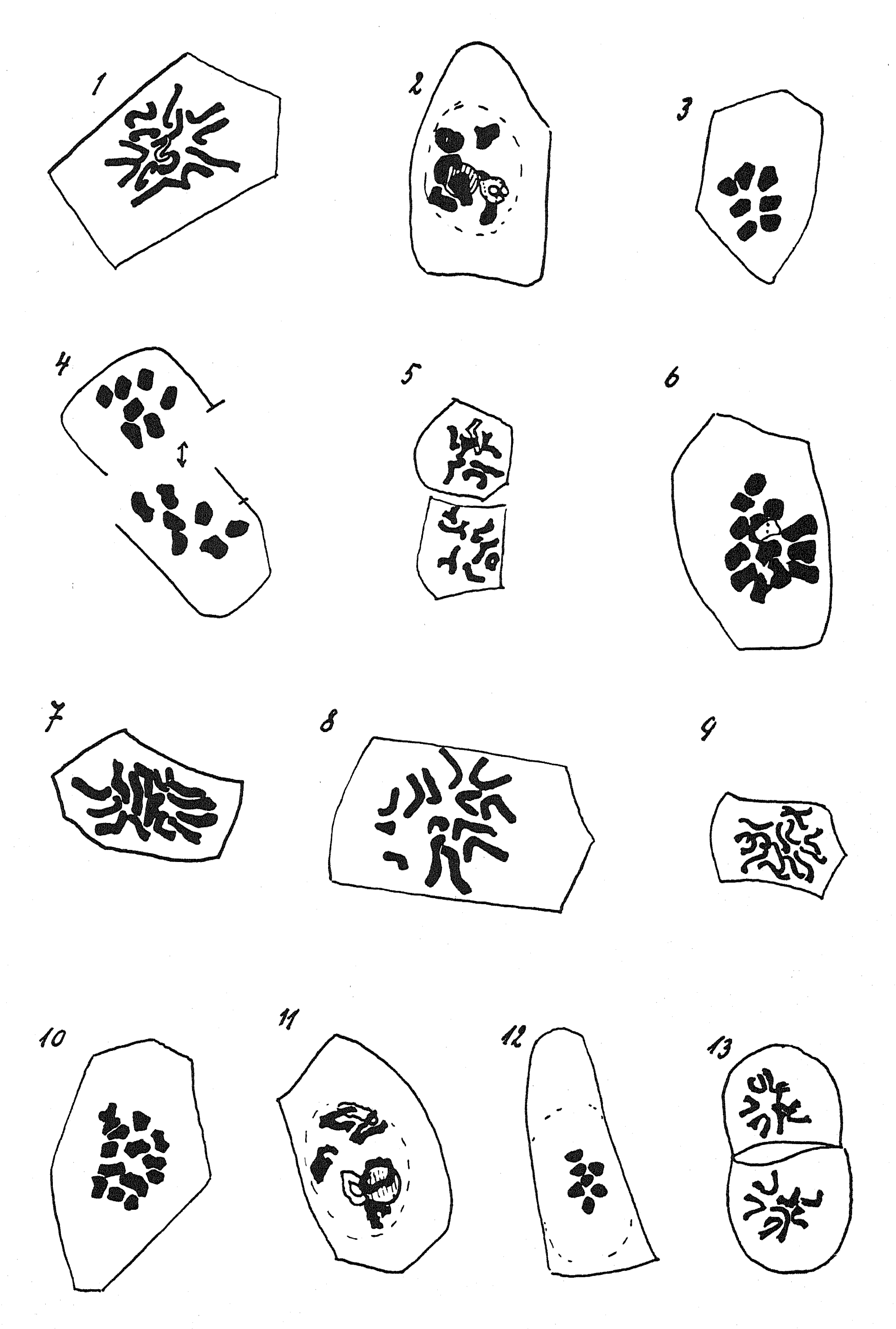
Das sind die Gegensätze der Auffassungen, die auch ich gern beseitigt, aber nicht verwischt sehen möchte.

Literatur.

GRADMANN, H. 1921a. Die Bewegungen der Windepflanzen. Ztschr. f. Bot., 13.
—, —. 1921b. Die Überkrümmungsbewegungen der Ranken. Jahrb. f. wiss. Bot., 60.
—, —. 1927. Die Bewegungen der Ranken und die Überkrümmungstheorie. Ebenda, 65.
—, —. 1928. Die Lateralwirkung bei den Windepflanzen. Ebenda, 68.
JOST, L., und v. UBISCH, G. 1926. Zur Windefrage. Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss., math.-nat. Kl. 8. Abhandl.
LINSBAUER, K. 1925. Zur Analyse der Rankenbewegungen. Arch. f. wiss. Bot., 1.
PFEFFER, W. 1901. Pflanzenphysiologie II. Leipzig.
RAWITSCHER, F. 1924. Beiträge zum Windeproblem. Ztschr. f. Bot., 16.
—, —. 1927a. Weitere Beiträge zum Windeproblem. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 45.
—, —. 1927b. Das Nicken der Mohnknospen. Jahrb. f. wiss. Bot., 67.
—, —. 1928. Besprechung von „GRADMANN, H., Passive Torsionen usw.“. Ztschr. f. Bot., 20.


1.
2.
3.
4.





dess. Schiemann.

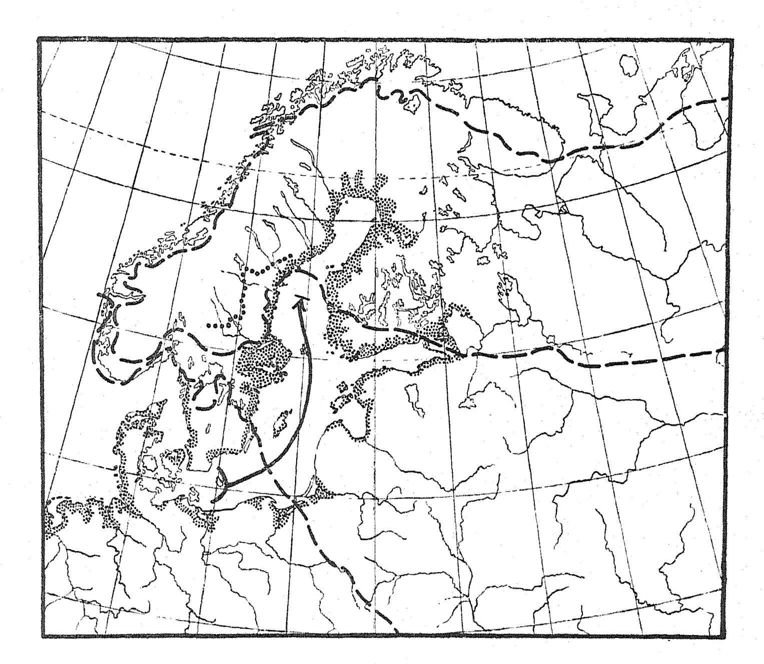
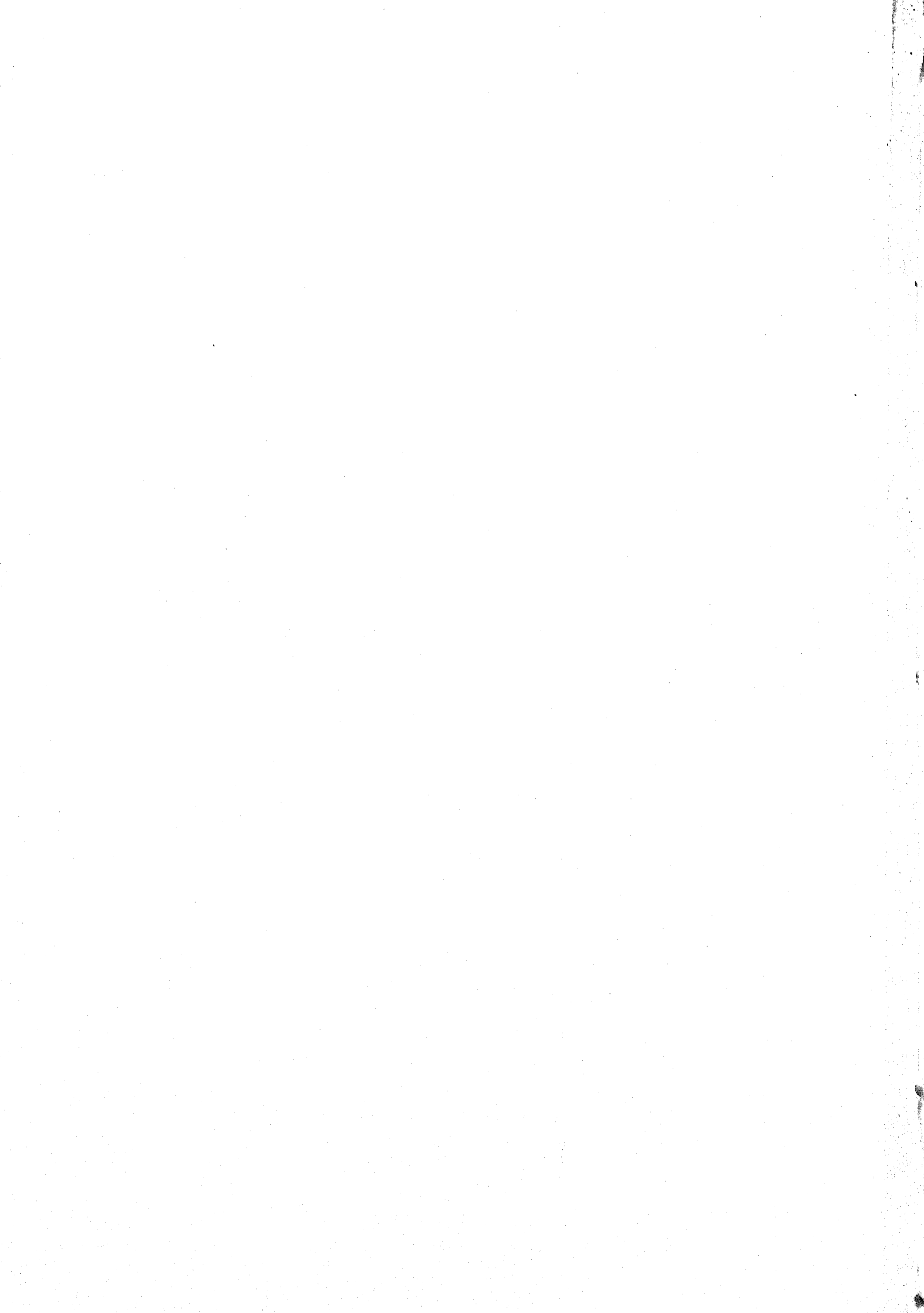
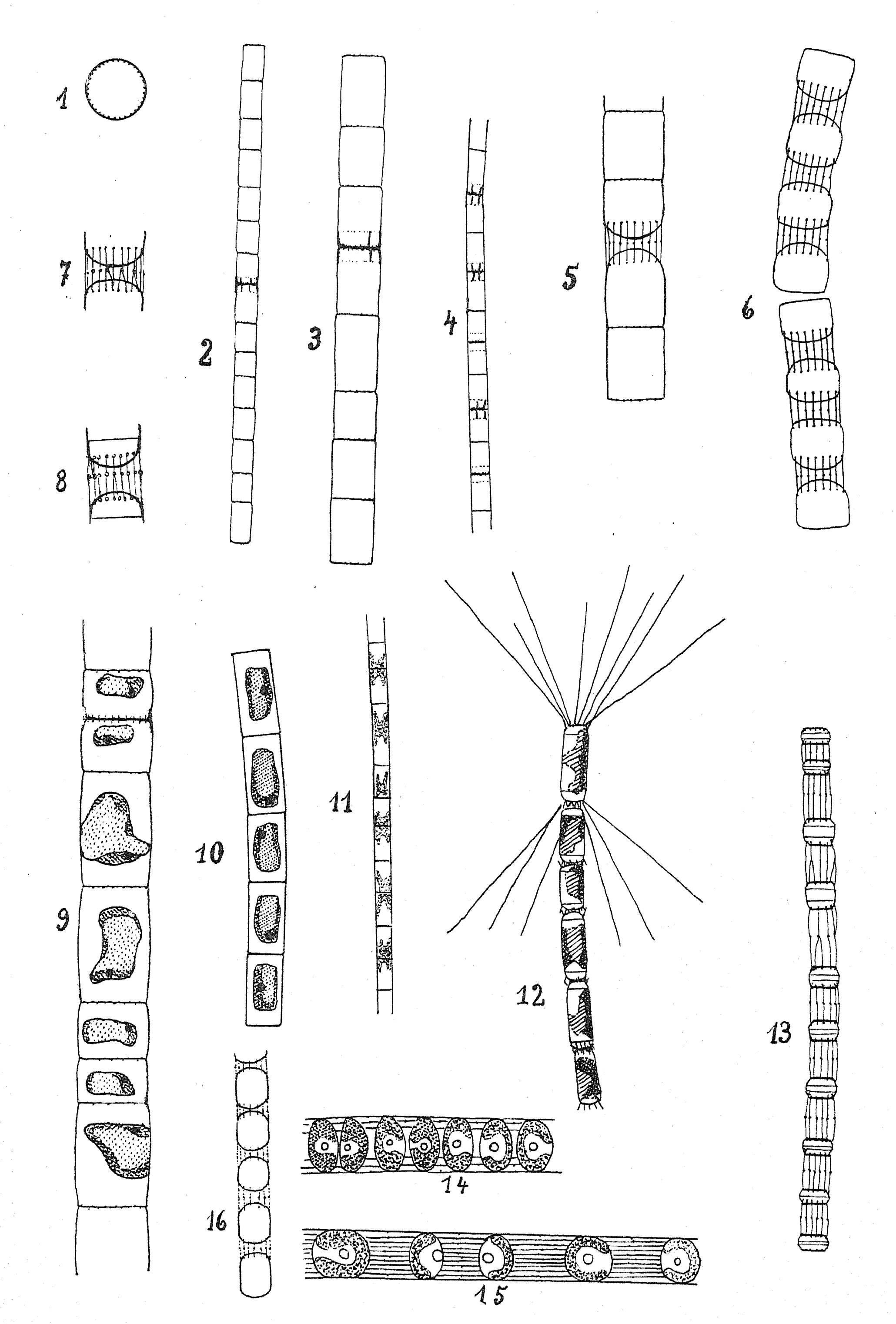
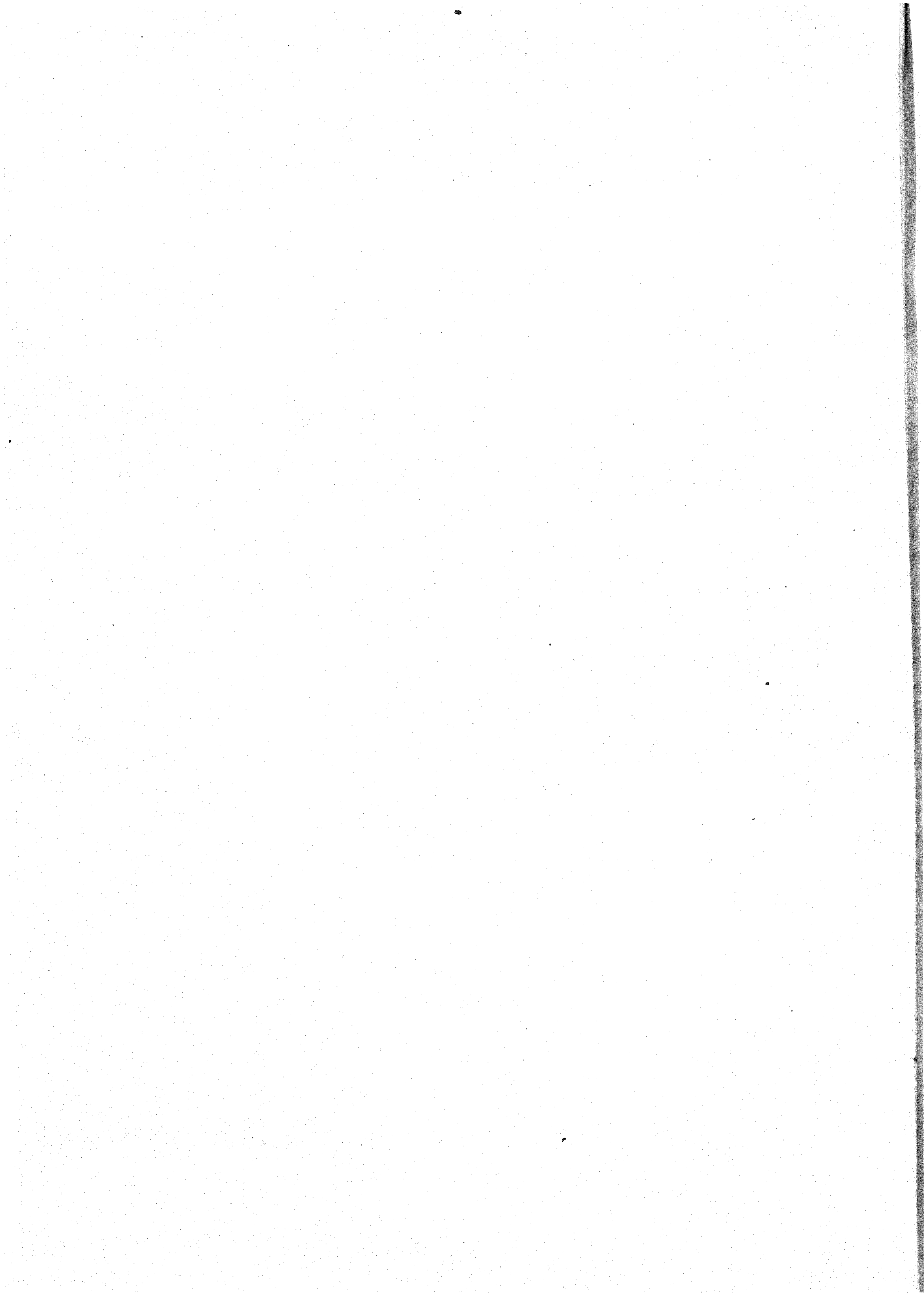


Fig. 1.

Deutsches Reich




1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16



Sitzung vom 29. Juni 1928.

Vorsitzender: Herr L. DIELS.

Als neue Mitglieder werden vorgeschlagen:

Boss, Dr. **Georg**, in **Wiesbaden-Biebrich**, Wiesbadener Str. 69 (durch P. STARK und F. LAIBACH),

Eyster, Dr. **William H.**, Professor am Botanical Laboratory Bucknall University, in **Lewisburg**, Pennsylvania U. S. A. (durch KURT NOACK und H. KNIEP),

Felger, Dr. **Paul**, Assistent am Botanischen Institut in **Tübingen**, Hölderlinstr. 18 (durch E. LEHMANN und J. SCHWEMMLE),

Honigmann, Dr., Wissenschaftl. Mitarbeiter der Saccharin-Fabrik A.-G., vorm. FAHLBERG, LIST & CO., in **Magdeburg-Südost** (durch B. LEISERING und E. TIEGS),

Stephan, Dr. **Hans**, freiwill. Assistent am Staatl. Botan. Garten in **Dresden-A.**, Augsburger Str. 63 II (durch O. DRUDE und F. TOBLER),

Straib, Dr. **Wilhelm**, Assistent am Botan. Institut in **Braunschweig**, Humboldtstr. 1 (durch G. GASSNER und H. RABIEN).

Zu ordentlichen Mitgliedern werden ernannt:

Beatus, Richard, cand. rer. nat. in **Ulm**, z. Zt. in **Tübingen**,

Dibbelt, Dr. **Otto**, Studienrat in **Kolberg**,

Fuhrmann, Dr. **Franz**, o. ö. Professor in **Graz**,

Heubült, Jan, cand. rer. nat. in **Münster i. W.**,

Höppner, Hans, Realschullehrer in **Krefeld**,

Katz, N. J., Assistent in **Moskau**,

Stolley, Frl. Dr. **Irmgard**, Assistentin in **Freiburg i. B.**

Herr A. BLOCHWITZ demonstrierte Perithecien, Sclerotien und EIDAMsche Blasen bei Aspergillen. Er zeigte an Kulturen die Bedeutung dieser rudimentären Sexualorgane für die Erkennung der Verwandtschaft und die Gesetze ihrer Bildung; diese erfolgt korrelativ, wo die Bildung von Conidienträgern irgendwie beeinträchtigt ist, und im besonderen ist sie proportional der Temperatur

ist das basale Ährchen rudimentär. Die schwächste Ausbildung zeigt im allgemeinen das Gipfelährchen. Die reife Ähre zerbricht sehr leicht in der Weise, daß einzelne Ährchen mit einem Spindelglied des darauffolgenden Ährchens abbrechen. Wir finden diese Art der Zerteilung der Ähre wieder bei *Triticum Spelta*, dem Dinkel, während bei den bekannten Wildarten des Weizens, *Triticum aegilopoides* und *T. dicoccoides*, sowie beim Emmer, *T. dicoccum*, die Ähre so zerbricht, daß jedes Ährchen das ihm zugehörige Spindelglied trägt.

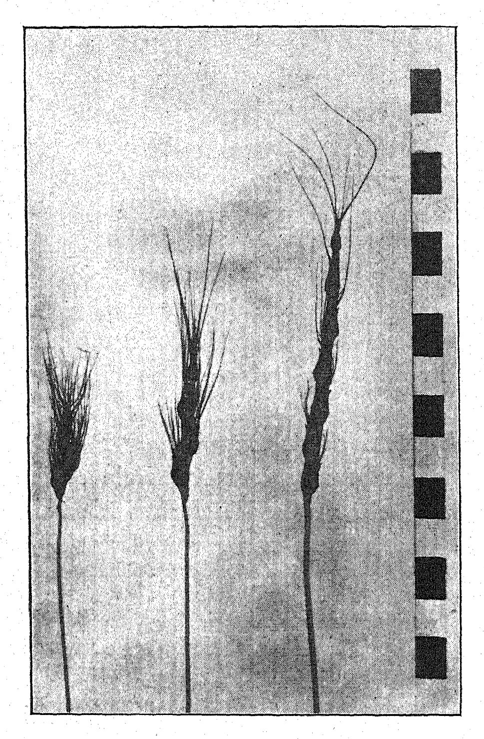


Abb. 1. Ähren von *Aegilops ovata*, *Ae. ovata* × *ventricosa*, *Ae. ventricosa*. (Am rechten Rand eine Zentimeterskala.)

Die Ähre des Bastards *Aegilops ovata* × *ventricosa* nimmt eine Mittelstellung ein zwischen denen der beiden Elternarten. Sie ist nicht so stark gestaucht wie bei *Ae. ovata*, aber auch nicht perlschnurartig und so lang wie bei *Ae. ventricosa*. Das unterste Ährchen ist meistens voll ausgebildet. Die Grannen spreizen wenig, im Gegensatz zu *Ae. ovata*, bei dem sie fast wagerecht abstehen. Die

Zerbrechlichkeit der Ähre ist ebenfalls intermediär. Am Grunde bricht die Ährenspindel sehr leicht ab, wo sie auch bei beiden Eltern zerbrechlich ist, innerhalb der Ähre selbst jedoch nur schwer. Die abgebrochenen Ährchen besitzen wie bei *Ae. ventricosa* jeweils das Spindelglied des darüber stehenden Ährchens.

Die *Aegilops-Triticum*-Bastarde zeigen ganz verschieden ausgebildete Ähren. Der Bastard *Aegilops ovata* × *Triticum spec.*

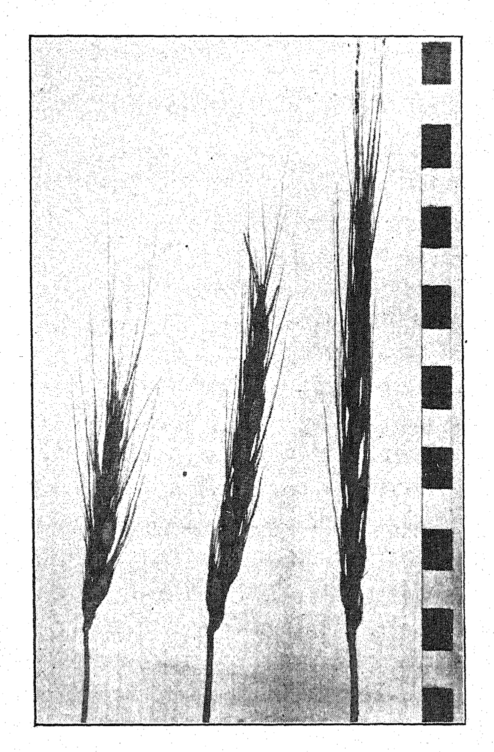


Abb. 2. Ähren der *Aegilops*-Weizenbastarde: *Aegilotricum* 1926, *Diaegilotricum (ovata* × *ventricosa)* × *T. spec.* 1927, Bastard I und II.

(*Aegilotricum)* 1926 besitzt eine dichte und kurze Ähre (47 mm lang) mit zäher Ährenspindel, nicht gespreizten Grannen und am Grunde der Ähre zwei verkümmerte Ährchen (Spindelgliedlänge d=5,89 mm). Die darauffolgenden 7 Ahrchen sind dreiblütig mit einem verkümmerten vierten Blütchen. Am Grunde bricht die Ähre sehr leicht ab, während sie an anderen Stellen unzerbrechlich bleibt. Es treten hier also eine Reihe von Eigenschaften zutage, die auf *Ae. ovata* als ♀ -Pflanze zurückzuführen sind, wie Zerbrechlichkeit der

Ähre nur an der Basis, Zähigkeit der Spindel innerhalb der Ähre, Rückbildung der untersten Ährchen.

Unter den Tripelbastarden *Aegilops (ovata* × *ventricosa)* × *Triticum spec. (Diaegilotricum)* 1927 sieht Nr. I dem *Aegilotricum* vom Vorjahr am ähnlichsten. Die Ähre ist sehr locker gebaut (d=8,54 mm) und ziemlich lang (79,7 mm). Das unterste Ährchen ist meist verkümmert. Die Zahl der Ährchen beträgt 8—11. Das einzelne Ährchen besteht in der Regel aus drei Blütchen. Der Spelzenschluß, der durch die Beschaffenheit der Hüllspelzen bedingt wird, ist fester als beim Dinkel und kaum weniger fest als bei den *Aegilops*-Arten. Die Herkunft aus der *Ae. ovata-* × *ventricosa*-Kreuzung verrät schon die Zerbrechlichkeit der Ährenspindel, die etwa der dieses Bastards entspricht. Die Ablösung an der Ährenbasis erfolgt sehr leicht. Die abgebrochenen Spindelglieder haften immer an dem darunterstehenden Ährchen.

Der Bastard II besitzt ein mehr *Triticum*-ähnliches Aussehen ähnlich einem Grannendinkel, *T. Spelta* var. *coeruleum,* infolge seiner schwärzlichen Farbe und der Behaarung der Spelzen. Die ebenfalls sehr lockeren (d=7,96 mm) und ziemlich langen Ähren (95,5 mm) besitzen 13—14 Ährchen, von denen jedes 4- bis 5-blütig ist, wobei das 5., oft auch schon das 4. Blütchen rückgebildet ist. Das unterste Ährchen ist häufig voll entwickelt. Für diesen Bastard ist eine größere Zähigkeit der Ährenspindel bezeichnend, die etwa der beim Dinkel gleichkommt. Am leichtesten bricht die Ähre an den Ansatzstellen der Ährchen an der Spindel, wie bei *Ae. ventricosa* und *T. Spelta.*

2. Die Hüllspelzen. Die Systematik der Gattung *Aegilops* sowie die der Gattung *Triticum* berücksichtigt jeweils auch die Form und Beschaffenheit der Hüllspelzen. Dabei ist die Begrannung von besonderer Bedeutung. Die Zahl der Grannen schwankt bei *Ae. ovata* zwischen 2 und 4. Bei *Ae. ventricosa* und sämtlichen *Triticum*-Arten, soweit sie begrannt sind, kommt nur eine einzige Granne vor. Außerdem ist bei vielen *Triticum*-Arten das Auftreten eines mehr oder weniger deutlichen Kiels beachtenswert, d. i. ein starkes Hervortreten des Hauptnervs der Hüllspelze, wodurch bei stark gekielten Formen diese die Gestalt eines etwas einseitigen Kahnes annimmt. Dabei ist der größere Flügel nach außen gekehrt, während der schmälere Teil sich der Ährenspindel zuwendet.

Aegilops ovata und *Ae. ventricosa* sowie deren Bastard haben alle eine stark bauchige Hüllspelze, der ein Kiel fehlt, und die auf den deutlich hervortretenden Längsnerven mit kurzen Härchen und Zähnchen besetzt sind.

Bei *Aegilops ovata* sind die bauchigen Hüllspelzen nach oben kaum verschmälert, breit-eiförmig, und gehen mit einer breiten Fläche in die Grannen über, deren Zahl bei unseren Pflanzen zwischen 2 und 4 schwankt. Diese Unterschiede in der Grannenzahl können auf ein und derselben Ähre auftreten. Es scheint die niedrigere Zahl in vielen Fällen auf eine Verwachsung hinzudeuten, wofür die verhältnismäßige Breite solcher Grannen sowie gelegentliche Spaltung gegen die Spitze zu sprechen. Die Länge

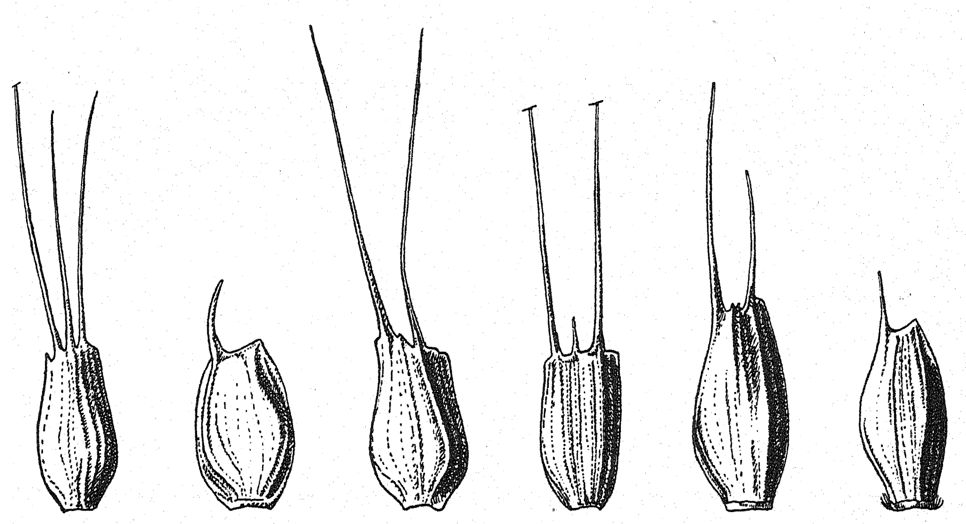


Abb. 3. Hüllspelzen*) von *Aegilops ovata, Ae. ventricosa, Ae. ovata* × *ventricosa. Aegilotricum* 1926, *Diaegilotricum* I und II. (Reihenfolge von links nach rechts, Vergr. 2½ mal.)

***) Die Behaarung der Flächen an Spelzen und Spindelgliedern wurde der größeren Übersichtlichkeit halber weggelassen.**

der Grannen beträgt etwa 2 cm, doch schwankt sie sehr stark, selbst an derselben Hüllspelze. Die Hüllspelzen sind derb und schließen das Blütchen sehr fest ein. Die Außenseite ist dicht mit kurzen, anliegenden Haaren bedeckt. Auch die Felder zwischen den Nerven sind behaart.

Zum Unterschied von der vorhergehenden Art sind die Hüllspelzen bei *Ae. ventricosa* nur mit einer einzigen, kurzen (3—5—10 mm langen) Granne versehen. Die Form der Spelze ist nicht wesentlich verschieden. Der Nerv, der in die kurze Granne ausläuft, tritt als Längsnerv deutlicher hervor als die vielen übrigen Nerven. Nur ein Seitennerv gegen die Ährchenmitte zu ist ebenfalls deutlicher

hervorgehoben. Dieser endigt in einen kurzen, dreieckigen, breiten Zahn, den man auch bei *Triticum*-Formen häufig wiederfindet. Die durchgehenden Längsnerven sind mit kurzen Zähnchen besetzt. Dazwischen findet man häufig noch kürzere Nerven, die nur etwa die halbe Spelze durchziehen. Zwischen den Nerven ist die Hüllspelze ganz kahl.

Beim Bastard *Aegilops ovata* × *ventricosa* sind die Hüllspelzen ähnlich *Ae. ovata* gestaltet. Sie endigen oben in zwei Grannen und tragen auf der der Ährchenmitte zugekehrten Seite noch einen zahnförmigen Vorsprung. An Stelle dieses Zahns kann gelegentlich auch eine dritte Granne ausgebildet sein. Häufig ist noch eine vierte Granne in Form eines Zahns angedeutet. Die Länge der Grannen beträgt im untersten Ährchen nur bis 8 mm und steigt in den obersten bis 30 mm. Die Längsnerven treten ebenfalls sehr deutlich hervor und sind mit Härchen und Zähnchen besetzt. Die Zwischenfelder sind sehr locker behaart. Die Begrannung wie die Behaarung der Hüllspelzen weisen also deutlich auf die intermediäre Bastardnatur hin. An den übrigen Merkmalen läßt sich dies nicht erkennen, da die Eltern selbst kaum Unterschiede zeigen.

Die *Aegilops-Triticum*-Bastarde besitzen durchweg weniger bauchige, dafür aber gekielte Hüllspelzen.

Bei *Aegilops ovata* × *Triticum spec.* 1926 erinnern sie schon stark an die von *T. vulgare* durch ihre breit spatelige Form und der nur leichten Ausbuchtung am Grunde der Spelze. Die größte Breite wird vom oberen Rand bis zur Mitte beibehalten. Die Ausbildung von zwei langen Grannen sowie das Vorhandensein einer kürzeren Spitze als Rest einer dritten Granne deuten auf die *Aegilops*-Verwandschaft hin. Die längste Granne kann bis 4 cm lang werden und stellt die Verlängerung des Hauptnervs dar, der zu einem bis zum Grunde der Spelze reichenden Kiel geworden ist. Dieser Bastard besitzt die längsten Grannen von allen hier beschriebenen Formen. Außer dem gekielten Hauptnerv tritt nur noch ein Seitennerv besonders deutlich hervor, der in die etwas kürzere Granne endigt. Die Hüllspelzen sind auf der ganzen Fläche locker, kurz und anliegend behaart. Die Haare auf den deutlich hervortretenden Längsnerven gehen den Grannen zu allmählich in Zähnchen über.

Die beiden 1927 aufgetretenen *Aegilops-Triticum*-Bastarde vereinigen an ihren Hüllspelzen sowohl Merkmale der beiden hier genauer besprochenen *Aegilops*-Arten als auch *Triticum*-Eigenschaften, und zwar treten letztere im Bastard II in viel höherem Maße auf als bei Bastard I.

Bei diesem zeigen die Hüllspelzen noch einen Anklang an die von *Ae. ovata* durch den Besitz zweier Grannen, von denen eine länger, bis 1,5 cm, und eine kürzer, bis 8 mm, ist. Zwischen den beiden Grannen sind meistens noch zwei Zähnchen zu erkennen, welche ebenfalls als *Ae. ovata*-Merkmale anzusprechen sind. Als *Triticum*-Bastard fehlt den Hüllspelzen die fast halbkugelige Vorwölbung. Nur im unteren Teil ist die Spelze leicht ausgebaucht, aber nicht einmal so stark, wie es für viele *T. vulgare*-Formen typisch ist. Von den Längsnerven tritt nur der Hauptnerv als Kiel deutlich hervor, der sich bis zum Grunde der Spelze zieht, während alle übrigen undeutlich bleiben. Gegen das obere Ende der Spelze ist diese etwas verschmälert. Die ganze Hüllspelze ist wiederum locker, kurz und anliegend behaart. Auf den undeutlichen Nerven stehen kleine Zähnchen, die beim Haupt- und Seitennerv in die Grannenzähnchen übergehen.

Der Bastard II besitzt Hüllspelzen, die in ihrer Form von solchen aus der Gattung *Triticum* nicht mehr zu unterscheiden sind. Die größte Ähnlichkeit besteht mit *T. Spelta*. Aber gegen die Annahme, daß dieser Bastard vielleicht aus spontaner *Spelta*-Pollenübertragung entstanden ist, sprechen eine Reihe weiterer Merkmale an Halm und Ährenspindel. Der Umriß der Hüllspelze ist spatelig-lanzettlich, nach dem oberen Rande zu etwas verschmälert und kurz abgestutzt, mit einer einzigen Grannenspitze von höchstens 7 mm Länge. Die Ausbuchtung am Grunde der Spelze erinnert an die bei *T. vulgare*, kann aber auch als *Aegilops*-Eigenschaft aufgefaßt werden. Der Hauptnerv ist stark entwickelt und trennt die Spelze als hervortretenden Kiel in zwei ungleiche, rechtwinkelig zueinander stehende Teile, in einen schmalen Flügel, der sich der Ährenspindel zuwendet, und in einen breiten, nach außen und vorn gekehrten Teil. Von den übrigen Längsnerven, die alle ziemlich deutlich hervortreten, ist nur noch ein Seitennerv schärfer hervorgehoben, der in einen nur angedeuteten Zahn ausläuft. Die Behaarung aus feinen, anliegenden Haaren ist locker und über die ganze Außenseite der Hüllspelze verbreitet. Auf den kräftigeren Nerven treten dann noch von der Mitte ab nach dem oberen Rande zu Zähnchen auf.

3. Die Deckspelzen. Von kaum geringerer Bedeutung gegenüber den Hüllspelzen ist die verschiedene Ausbildung der Deckspelze bei den besprochenen Formen. Der Hauptteil der Deckspelze zeigt zwar in der Form keine wesentlichen Unterschiede, aber das aus den Hüllspelzen hervorragende Ende mit den Grannen ist für jede der Arten und Hybriden doch sehr charakteristisch. Die beiden

Aegilops-Arten und ihr Bastard besitzen kleinere Deckspelzen als die *Aegilops-Triticum*-Bastarde.

Bei *Aegilops ovata* sind die Deckspelzen am oberen, nicht verschmälerten Ende mit 2—3 Grannen versehen, von denen die beiden kräftigsten bis 2 cm lang werden können. Außerdem ist der nicht von den Hüllspelzen bedeckte Teil unter den Grannen locker und anliegend behaart. Die Deckspelze selbst ist ziemlich derb ausgebildet.



Abb. 4. Deckspelzen*) (Reihenfolge und Vergr. wie bei den Hüllspelzen).
*) Die Behaarung der Flächen an Spelzen und Spindelgliedern wurde der größeren Übersichtlichkeit halber weggelassen.

Im Gegensatz zur vorigen Art ist bei *Ae. ventricosa* die Deckspelze mit der Fruchtwand des Korns verwachsen und sehr zart entwickelt, so daß sie beim Ablösen vom Korn stets zerreist. Nach oben ist sie verschmälert und trägt eine einzige, etwa 12—20 mm lange Granne. Auf der nach vorne, der Ährchenmitte zugekehrten Seite ist neben der Granne noch ein breiter, dreieckiger Zahn vorhanden, ähnlich wie bei den Hüllspelzen dieser Art. Mit Ausnahme des obersten Randes, der einige Zähnchen trägt, und der gezähnelten Granne ist auch der belichtete Teil der Deckspelze vollkommen kahl und glatt.

Der Bastard zwischen diesen beiden Arten, *Aegilops ovata* × *ventricosa,* besitzt ziemlich genau intermediäre Deckspelzen. Schon der allgemeinen Beschaffenheit nach sind sie derber als die von *Ae. ventricosa,* aber nicht so derb wie die bei *Ae. ovata.* Die einzige vollentwickelte Granne am verschmälerten Ende ist bis 2 cm lang.

Neben der Granne ist auf beiden Seiten je ein Zahn vorhanden, nach innen ein längerer und schmälerer, nach außen ein breiter und kurzer, immerhin aber nicht so breit und kurz wie der entsprechende bei *Ae. ventricosa.* Der oberste Teil der Deckspelze zeigt neben der schwachen Bezahnung des Randes und der Grannenbasis als väterliches Merkmal auch eine schwache Behaarung entsprechend *Ae. ovata.*

Die *Aegilops-Triticum*-Bastarde weisen durchweg größere Deckspelzen auf, die in ihrer derben Beschaffenheit denen von *Ae. ovata* gleichkommen. Sie besitzen fast ganz die Deckspelzenform der Gattung *Triticum.* Die Unterschiede zwischen den drei hier vorliegenden Bastarden sind im wesentlichen auf die Länge der Grannen, sowie auf die Größe der Spelzen begründet. Die Form ist bei allen drei gleich.

Ae. ovata × *Triticum* 1926 ist bis 15 cm lang begrannt. Beiderseits neben der Granne ist je ein kurzer, stumpfer Zahn ausgebildet. Nur die äußerste Spitze ist sehr fein und kurz behaart. Die Granne trägt Zähnchen.

Beim Bastard I 1927 ist die Granne 2 cm lang. Die Deckspelze ist etwas länger als beim vorigen Bastard. Zu der sehr zarten Behaarung an der Spitze der Spelze treten am Rande noch einige Zähnchen.

Der Bastard II 1927 besitzt bis 10 cm lange Grannen. Seine Deckspelzen sind etwa gleichgroß mit denen des *Aegilops-Triticum*-Bastards 1926. Die Spitze der Spelze ist stärker behaart und am Rande mit kräftigeren Zähnchen besetzt.

4. Vor- oder Bauchspelzen. Die Vorspelzen bieten zur Unterscheidung der vorliegenden Formen keine beachtenswerten Merkmale. Wie bei den Deckspelzen sind auch bei den Vorspelzen die der reinen *Aegilops*-Arten und deren Bastard schmäler und etwas kleiner als die der *Aegilops-Triticum*-Bastarde. Die Form schwankt vom Lanzettlichen bei *Ae. ovata* und *Ae. ovata* × *ventricosa* bis zum Ei-lanzettlichen bei *Ae. ventricosa* und dem Bastard II. Die beiden anderen *Aegilops-Triticum*-Bastarde nehmen eine Mittelstellung ein. Der Außenrand der Vorspelzen ist bei allen Formen von der Basis bis zur Mitte hin mehr oder weniger behaart, von der Mitte bis zur häufig geteilten Spitze kammförmig bewimpert. Am schwächsten ist diese Bewimperung bei *Ae. ventricosa* entwickelt. Auf weitere Einzelheiten einzugehen erübrigt sich, da sie keinen diagnostischen Wert besitzen.

5. Die Ährenspindel. Die Ausbildung der Ährenspindel ist von größerem Interesse. Von der Zerbrechlichkeit und der

durchschnittlichen Spindelgliedlänge kann hier abgesehen werden, da diese beiden Eigenschaften schon unter Punkt 1. Ähre angeführt wurden. In diesem Abschnitt soll nur von den äußerlich sichtbaren Merkmalen die Rede sein, soweit sie innerhalb unserer Reihe verschieden sind.

Das Spindelglied ist bei *Ae. ovata* von keilförmiger Gestalt, ziemlich kurz, etwa 4 mm lang und bis 3 mm breit. Die Außenseite ist locker und kurz, der Spindelrand dichter behaart.

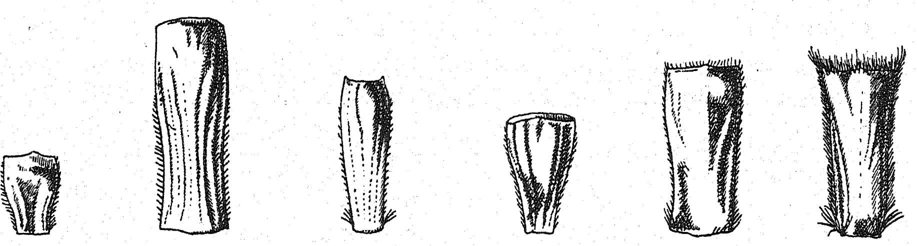


Abb. 5. Spindelglieder*) (Reihenfolge und Vergr. wie bei den Hüllspelzen).
*) Die Behaarung der Flächen an Spelzen und Spindelgliedern wurde der größeren Übersichtlichkeit halber weggelassen.

Das Gegenteil stellt das Spindelglied von *Ae. ventricosa* dar, das von oben bis unten fast ganz gleich breit bleibt. Es kann bis 12 mm lang und 3,5 mm breit sein. Auf der Außenseite sind die Längsnerven von kleinen Zähnchen besetzt. Die Bewimperung des Randes ist in der unteren Hälfte dichter und wird nach oben hin immer lockerer.

Der Bastard *Ae. ovata* × *ventricosa* besitzt Spindelglieder, die in der Form und in der Länge intermediär sind. Die länglich-keilförmigen Spindelglieder sind etwa 9 mm lang und oben bis 3 mm breit. Die an *Ae. ovata* erinnernde Behaarung der Außenseite ist nur lockerer als bei dieser. Der Spindelrand ist durchgehend bewimpert, und zwar am Grunde dichter als gegen das schwach verbreiterte obere Ende zu.

Beim Bastard *Aegilops ovata* × *Triticum* 1926 ist ein deutlicher Anklang an die Keilform der Spindelabschnitte von *Ae. ovata* festzustellen. Das Spindelglied selbst ist etwas größer und die Behaarung schwächer. Besonders spärlich sind die über die Fläche verteilten Haare entwickelt.

Von *Ae. ventricosa* beeinflußt sind die Spindelglieder der beiden Bastarde I und II 1927. Außer ihrer mehr rechteckigen Form,

die für diese Art spricht, besitzen sie mehrere stärker abweichende Merkmale. Vor allem sind sie viel stärker behaart als alle vorhergehend beschriebenen. Beim Bastard I ist das ganze Spindelglied ziemlich dicht behaart, auch der obere Rand trägt noch Haare. Der Seitenrand ist dicht und ziemlich kurz behaart. Diese Behaarung nimmt gegen die Basis hin an Dichte zu. Die Fläche ist beim Bastard II fast kahl. Nur am oberen Rand findet sich eine kräftige Behaarung, die an der Abbruchstelle sogar aus langen Haaren besteht. Der Spindelrand ist dicht und lang behaart. An der Basis ist jederseits je ein Haarbüschel ausgebildet. Dieses Merkmal erinnert sehr stark an die Emmerreihe der Gattung *Triticum*. Einen ähnlichen Schluß läßt auch die Beschaffenheit des Halmes zu, der hier, entgegen allen übrigen beschriebenen Formen, mit einer kräftigeren Markschicht ausgekleidet ist, während die anderen dünnwandige Halme besitzen.

Die vorliegenden Untersuchungen haben gezeigt, wie die verschiedenen Teile der Ähre und diese selbst durch Bastardierung von Arten beeinflußt und verändert werden. Außerdem lassen die beschriebenen Fälle den Schluß zu, daß eine spontane Bastardierung von *Aegilops* und *Triticum* dort, wo beide nebeneinander abblühen, keine Seltenheit ist.

Die *Aegilops*-Artkreuzung *Ae. ovata* × *ventricosa* ergibt einen intermediären Bastard. Diese Kreuzung wurde auch schon von TSCHERMAK mit dem Ergebnis einer vollsterilen F_1-Generation ausgeführt.

Aus dieser Kreuzung gingen durch spontane Bastardierung mit *Triticum* die Bastarde *Diaegilotricum* I und II hervor, die wie das *Aegilotricum* vollkommen steril waren. Der Bau der Ähre ist bei diesen Gattungsbastarden ziemlich intermediär, neigt aber bei den *Diaegilotricum*-Formen schon mehr dem Weizen zu. Ähnliche Bastardierungen sind schon vielfach ausgeführt worden. Erst vor kurzem haben LEIGHTY und SANDO einen Bastard beschrieben zwischen *Aegilops ventricosa* und *T. turgidum*, der ähnlich den oben beschriebenen intermediär war. Bemerkenswert ist dort auch die Angabe über die Halmbeschaffenheit, die mit den oben gemachten Ausführungen übereinstimmt, daß nämlich die Ausbildung einer markigen Innenschicht von den *Triticum*-Eltern auch auf die Bastarde übertragen wird. Die *Aegilops*-Arten in unserem Sortiment besitzen durchaus dünnwandige Halme. Nach VAVILOV soll jedoch *Ae. ovata* einen markigen Halm besitzen.

Übersicht einiger Ährenmerkmale bei den *Aegilops*-Bastarden.

Eigenschaft	*Aegilops ovata*	*Aegilops ventricosa*	*Aegilops ovata* × *ventricosa*	*Aegilotricum ovata* × *T. spec. 1926*	*Diaegilotricum* (*ovata* × *ventricosa*) × *T. spec. 1927* Bastard I	Bastard II
Länge der Ähre	ca. 2 cm	ca. 6—8 cm	ca. 3 cm	ca. 4,7 cm	ca. 8,0 cm	ca. 9,2—9,9 cm
Zerbrechlichkeit der Ähre	nur an der Basis	an jedem Gliedabschnitt	leicht an der Basis, schwer innerhalb der Ähre	an der Basis	leicht an der Basis, schwer innerhalb der Ähre	überall, an allen Ansatzstellen, schwer
Zahl der Ährchen	4	6—10	5	8	8 – 11	13—14
Zahl der Blütchen im Ährchen	3	3 – 4	3	3—4	3	4 – 5
Unterstes Ährchen	verkümmert	voll entwickelt	voll entwickelt	verkümmert	verkümmert	voll entwickelt, seltener verkümmert
Hüllspelze: Form	bauchig gewölbt, nicht verschmäl.	bauchig gewölbt, verschmälert	bauchig gewölbt, verschmälert	gekielt, nicht verschmälert	gekielt, verschmälert	gekielt, verschmälert
Begrannung	2 – 4 Grannen, bis 20 mm lang	1 Granne, 3—10 mm lang	2—3 Grannen, bis 30 mm lang	2 Grannen, 1 Zahn, bis 40 mm lang	2 Grannen, 2 Zähnchen, bis 1,5 mm lang	1 Granne, bis 7 mm lang
Behaarung	kurz	fehlt, Nerven gezähnt	schwach, kurz, Nerven gezähnt	kurz, locker	kurz, locker	locker, Nerven gezähnt
Deckspelze: Begrannung	2 - 3 Grannen, bis 20 mm lang	1 Granne, 12—20 mm lang	1 Granne, 2 kurze Zähne, b. 20 mm l.	1 Granne, bis 14 mm lang	1 Granne, bis 20 mm lang	1 Granne, bis 100 mm lang
Behaarung	locker	am obersten Rand kurze Zähnchen	schwach gezähnt und behaart	sehr fein und kurz behaart	sehr fein, a. Rande einige Zähnchen	stark, mit kräftig. Zähnchen
Spindelglied: Länge	4,0 mm	bis 12 mm	bis 9 mm	5,89 mm	8,54 mm	7,96 mm
Form	breit, keilförmig	rechteckig	länglich-keilförm.	keilförmig	fast rechteckig	schwach keilförm. b. fast rechteckig
Behaarung	locker und kurz, Rand dichter	auf den Nerven kurze Zähnchen, Rd. dicht bewimp.	lockerer als bei *Ae. ovata*, Rand dicht bewimpert	spärlich, Rand dicht und kurz bewimpert	dicht, Rand dicht bewimpert	f. kahl, Rand dicht u. lang bewimpert besond. a. ob. Rd.

Das Interesse für die *Aegilops*-Weizen-Bastarde ist hauptsächlich in der Annahme begründet, nach welcher die Entstehung der 42-chromosomigen Dinkelreihe auf spontane Bastardierungen zwischen *Aegilops* und *Triticum* aus der Emmerreihe (beide mit diploid 28 Chromosomen) zurückzuführen waren. So glaubt PERCIVAL in *Aegilops ovata* die eine der Ausgangsformen für den gemeinen Weizen, *T. vulgare*, zu sehen, und in *Ae. cylindrica* die für den Dinkel, *T. Spelta*. Zu ähnlichen Annahmen kam TSCHERMAK auf Grund seiner *Aegilops*-Weizenbastardierungen, von denen er auch einige wenige fruchtbare erzielen konnte, die in ihren Nachkommenschaften keine oder fast keine Aufspaltung zeigen. TSCHERMAK macht auch noch auf eine andere wildwachsende Weizenart aufmerksam, die bislang noch keine Beachtung fand, *Triticum villosum* M. B. (=*Haynaldia villosa* schur), das er in Italien sammelte, und mit dem er bereits Bastarde mit Kulturweizen erhielt, wenn auch bis jetzt nur völlig sterile. Dieser Wildart soll dieselbe Bedeutung bei der Entstehung der Arten der Dinkelreihe zukommen wie den *Aegilops*-Arten.

Weihenstephan, Institut für Pflanzenzüchtung und Pflanzenbau, im April 1928.

Literatur.

LEIGHTY, C. E., and SANDO, W. J., 1927. A trigenetic hybrid of Aegilops Triticum and Secale. Journal of Heredity, Vol. 18, S. 432—442.

MEYER, K., 1927, Über Aegilops-Formen. Pflanzenbau 3. S. 301—305.

PERCIVAL, J., 1922. The Wheat Plant. A Monograph. London.

v. TSCHERMAK, E., 1913. I. Über seltene Getreidebastarde. Beiträge zur Pflanzenzucht, 3. Heft.

—, —, II. Die Verwertung der Bastardierung für phylogenetische Fragen in der Getreidegruppe. Zeitschr. für Pflanzenzüchtung, Bd. II, S. 300—301.

—, —, 1914. Über die Vererbungsweise von Art- und Gattungsbastarden innerhalb der Getreidegruppe. Mitt. d. landw. Lehrkanzeln d. Hochschule f. Bodenkultur Wien, II, S. 769—772.

—, —, und BLEIER, H., 1926. Über fruchtbare Aegilops-Weizenbastarde. (Beispiele für die Entstehung neuer Arten durch Bastardierung.) Diese Berichte, Bd. XLIV, S. 110—132.

VAVILOV, N. J., 1926. Studies on the Origin of Cultivated Plants. Leningrad.

---

40. Marie Lilienstern: Physiologische Untersuchung über Marchantia Polymorpha L. in Reinkultur.

(2. Mitteilung.)

(Biologisches Laboratorium am Staatsinstitut für wissenschaftliche Pädagogik in Leningrad.)

(Mit 7 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 2. Mai 1928. Vorgetragen in der Maisitzung.)

In unserer vorigen Untersuchung über *Marchantia Polymorpha* L. überzeugten wir uns über ihre ausgeprägte physiologische Homogenität, Plastizität und das rasche Entwicklungstempo. Dieser Eigenschaften wegen ist dieser Organismus für physiologische Untersuchungen höchst geeignet, und da wir noch über sterile Brutknospen verfügten, nahmen wir eine weitere ernährungsphysiologische Untersuchung vor.

In der ersten Mitteilung erwähnten wir, daß die Bildung von Brutkörbchen ausschließlich auf schrägem Agar-Agar in Reagenzröhrchen stattfinden konnte, und wir schrieben es einer passenden Lichtexposition zu, was mit den Angaben von verschiedenen Autoren übereinstimmt. Damals hatten wir mit einem Organismus zu tun, welcher erst vor kurzem in Reinkultur aus Brutknospen einer Topfkultur vom Treibhaus isoliert wurde. Nachdem aber infolge vieler Umsaaten von Brutknospen unsere *Marchantia* in Reinkultur 18 Monate verbrachte, bemerkten wir, daß Brutkörbchen mit Brutknospen immer zwei Monate nach der Aussaat zur Bildung gelangten, und zwar in allerlei Gefäßen: Erlenmeyerkolben, Glasschalen auf Agar mit Detmerlösung und nicht nur im Frühling und Sommer sondern auch im Herbst und Winter, also bei einer schwächeren Lichtintensität. Aller Wahrscheinlichkeit nach fand eine Anpassung an Laboratoriumsverhältnisse statt, und der Organismus begnügte sich mit einer schwächeren Lichtintensität. Diese neue Eigenschaft erhöhte noch den Wert unseres Untersuchungsobjektes, da wir auf solche Weise noch über ein neues objektives Merkmal verfügten, nach welchem wir über den Nährwert verschiedener Lösungen urteilen konnten, ohne ausschließlich auf Kulturen in Reagenzröhrchen angewiesen zu sein.

Laut DACHNOVSKY ist eine reichliche Bildung von Brutknospen bei *Marchantia* ein Beweis, daß die Ernährungsverhältnisse günstig sind. Die Brutknospen von diesem Laboratoriumsorganismus dienten als Ausgangsmaterial.

In der vorliegenden Untersuchung stellten wir uns die Aufgabe, den Ansprüchen von *Marchantia* in Bezug auf folgende Faktoren näher zu treten:

1. der Einfluß der H-Ionenkonzentration,
2. der Einfluß von verschiedenen Stickstoffquellen,
3. der Antagonismus von Ca- und Mg-Ionen.

I. Der Einfluß von pH auf die Entwicklung von *Marchantia*.

Schon in unserer früheren Untersuchung stellten wir eine Vorliebe von *Marchantia* für ein saures Milieu fest, was den Angaben der meisten Autoren widerspricht, aber mit denen von PRINGSHEIM übereinstimmt. Diese Serie von Versuchen verfolgte den Zweck, diese Beobachtung einer genauen Prüfung zu unterwerfen. Die Versuche wurden in Reagenzröhrchen mit Detmerlösung auf 2% Agar-Agar angestellt. (Die Detmerlösung wurde zweimal verdünnt, was einer Salzkonzentration 0,75 pro Mille entsprach.)

Am 2. Mai 1927 wurde ein Versuch angestellt, welcher aus 60 Reagenzröhrchen bestand (je 12 für jede Kombination), nach dem folgenden Schema:

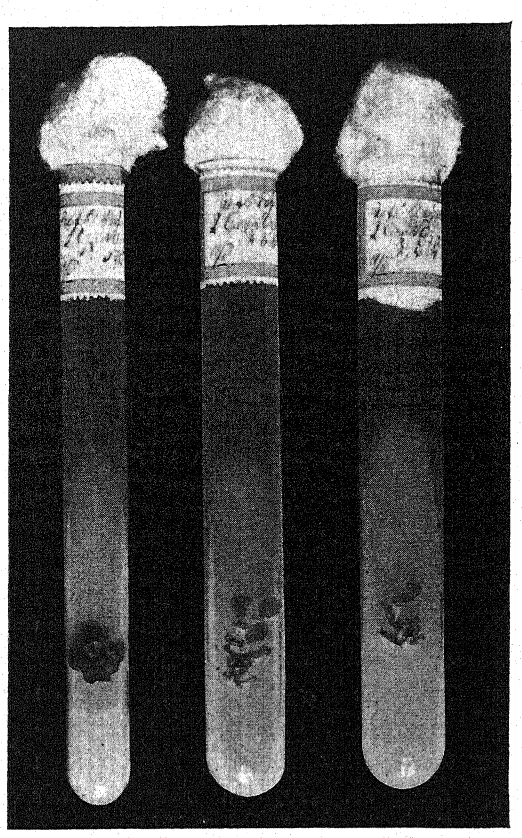
I. $Ca(NO_3)_2$ pH: 5,0 6,6 7,4.
II. $(NH_4)_2SO_4$ pH: — 6,6 7,4.

Der Stickstoffgehalt war in beiden Lösungen äquivalent, in die Lösung II wurde $CaSO_4$ in äquivalenter Ca-Menge hinzugefügt.

Die Photographien 1 und 2, welche am 4. Juni aufgenommen worden sind, lassen die Unterschiede in der Entwicklung bemerken. Die günstige Wirkung des sauren Milieus auf die beiden Stickstoffquellen kommt zum Vorschein. Außerdem sehen wir ganz entschieden, daß der Nitratstickstoff günstiger als Ammoniumstickstoff ist, was unsere früheren Beobachtungen bestätigt und mit denen von BENECKE und PRINGSHEIM übereinstimmt. Merkwürdig ist aber, daß zur Zeit der photographischen Aufnahme, also am 4. Juni, die folgende Ausgleichung von pH in den Kulturen stattfand:

Stickstoffquelle	pH am 2. V.	pH am 4. VI.
NH_4	6,6	6.2 }
NH_4	7,4	6,8 }
NO_3	5,0	7,0 }
NO_3	6,6	7,2 }
NO_3	7,4	7,0 }

Die nächsten Versuche bestätigten ebenfalls, daß das pH in den Kulturen Änderungen unterworfen ist, und schon nach zehn Tagen wurde mehrmals eine Ausgleichung festgestellt; in der Entwicklung des Organismus fand aber nie eine Ausgleichung statt.



a. b. c.

Abb. 1. $Ca(NO_3)_2$ als Stickstoffquelle.

a pH am Anfang	11. V.	5.0
pH am	4. VI.	7.0
b. pH am Anfang	11. V.	6.6
pH am	4. VI.	7 2
c. pH am Anfang	11. V.	7.4
pH am	4. VI.	7.0



d. e.

Abb. 2.
$(NH_4)_2SO_4$ als Stickstoffquelle.

d. pH am Anfang	11. V.	6.6
pH am	4. VI.	6.2
e. pH am Anfang	11. V.	7.4
pH am	4. VI.	6.8

Auf solche Weise überzeugten wir uns, daß das pH eine dauerhafte Nachwirkung ausübt, und daß seine Wirkung während des ersten Entwicklungsstadiums auch für den Charakter der ganzen Entwicklung entscheidend ist, was von uns ebenfalls in den Versuchen mit *Saprolegnia* festgestellt wurde. Die Resultate dieser Serie von Versuchen lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1. Die Vorliebe von *Marchantia* zum sauren Milieu wurde nochmals bestätigt.
2. Das anfängliche pH ist für die ganze Entwicklung von *Marchantia* entscheidend.
3. Nitratstickstoff erwies sich günstiger als Ammoniumstickstoff (im Falle von $(NH_4)_2SO_4$).

II. Der Einfluß der organischen Stickstoffquellen.

Als Stammlösung wurde die Detmerlösung verwendet, in welcher $Ca(NO_3)_2$ durch Harnstoff oder Asparagin in äquivalenten Stickstoffmengen ersetzt wurde. Das pH von allen Lösungen betrug 6,8. Auf Harnstoff fand keine Entwicklung statt, die Brutknospen gingen bald zu Grunde. Asparagin erwies sich im Gegenteil als eine Stickstoffquelle von hohem Nährwert und löste auf den jungen Thallomen die Bildung von Brutkörbchen eher als $Ca(NO_3)_2$ aus. Auf Asparagin aber verloren die Thallome allmählich ihre grüne Farbe, die Adern nahmen eine violette Farbe an, und die Pflanzen gingen bald zu Grunde. Auf $Ca(NO_3)_2$ blieben sie länger am Leben. Dieses Verhalten von *Marchantia* auf Harnstoff und Asparagin stimmt mit den Resultaten von GERTZ in seiner Untersuchung über *Lunularia cruciata* überein, ebenfalls mit denen von BUCH, welcher behauptet, daß Asparagin für die Entwicklung von Lebermoosen günstiger als Pepton sei.

III. Der Einfluß des Antagonismus der Ca''- und Mg''-Ionen auf die Entwicklung von *Marchantia*.

Die antagonistische Wirkung der Ca''- und Mg''-Ionen auf die Entwicklung der Pflanzen wurde mehrmals von Physiologen und Agronomen untersucht. LOEW war der erste, welcher eine Hypothese äußerte, daß für jede Pflanze ein optimales Verhältnis $\frac{CaO}{MgO}$ (lime magnesia-ratio) existiert. Diese Hypothese hat Anhänger sowie auch Gegner.

In einem erschöpfenden, dieser Frage gewidmeten Artikel von LIPMAN werden Tabellen von Anhängern und Gegnern angegeben. Sie sind quantitativ beinahe gleich. Die erste ist meistens von japanischen Gelehrten repräsentiert, die zweite von russischen (DOJARENKO, KOSSOWITSCH, KONOVALOF). VAYNICK unterwarf die Hypothese von LOEW einer Prüfung, und auf Grund zahlreicher Versuche mit Hafer behauptet er, daß kein optimales Verhältnis $\frac{CaO}{MgO}$ existiere und daß ein allgemeines Ionengleichgewicht viel wichtiger für die Pflanze sei. Infolge dieses Mangels

an Übereinstimmung schien es uns nicht ohne Interesse, diese Hypothese an einem derart plastischen Organismus, wie *Marchantia*, zu prüfen, was auf Vorschlag von Prof. O. A. WALTHER von mir vorgenommen wurde.

Methodik. Diese Serie von Versuchen konnte nicht auf Agar-Agar angestellt werden, da dieses Kolloid die Mineralsalze derart adsorbiert, daß es nicht möglich ist, es von denselben vollständig zu befreien. Deshalb wurde die Siliciumgallerte nach VINOGRADSKY angewendet. In die Schalen von KOCH wurden 50 ccm Gallerte eingegossen und nach dem Erstarren 5 ccm Nährlösung daraufgegossen. (Die Lösung wurde 10mal konzentrierter hergestellt, da die Gallerte als Lösungsmittel dient.) Als Nährlösung nahmen wir die Lösung von SERVETTAZ folgender Zusammensetzung:

$(NH_4)_3PO_4$	0,5 g
$(NH_4)_2SO_4$	0,25 g
K_2SO_4	0,25 g
$FeCl_3$	Spuren
H_2O	1000

$CaSO_4$ und $MgSO_4$ wurden in verschiedenen molekularen Konzentrationen nach dem folgenden Schema zugefügt:

I. $CaSO_4$ 0,0 + $MgSO_4$ 0,001, 0,002, 0,005 Mol.
$CaSO_4$ 0,005 Mol.
$CaSO_4$ 0,005 + $MgSO_4$ 0,001, 0,002, 0,005 Mol.
(beständige Konzentration von Ca'' und variable von Mg'' bei pH 6,6 oder 4,5).

II. $MgSO_4$ 0,0 + $CaSO_4$ 0,001, 0,002, 0,005 Mol.
$MgSO_4$ 0,005 Mol.
$MgSO_4$ 0,005 + $CaSO_4$ 0,001, 0,002, 0,005 Mol.
(beständige Konzentration von Mg'' und variable von Ca'' bei pH 6,6 oder 4,5).

III. Die Wiederholung von I. mit verschiedenem pH, aber für jede Kombination: pH 6,6, 5,8 und 4,5.

IV. Die Wiederholung von I. mit einigen Zwischenkonzentrationen von $MgSO_4$ (0,003 und 0,004 Mol.) mit zwei verschiedenen pH-Werten für jede Kombination (pH 6,6 und 8,0).

Die Versuche nach dem IV. Schema wurden in Schalen von KOCH mit gewaschenem Quarzsand bei einer Feuchtigkeit von 60 %

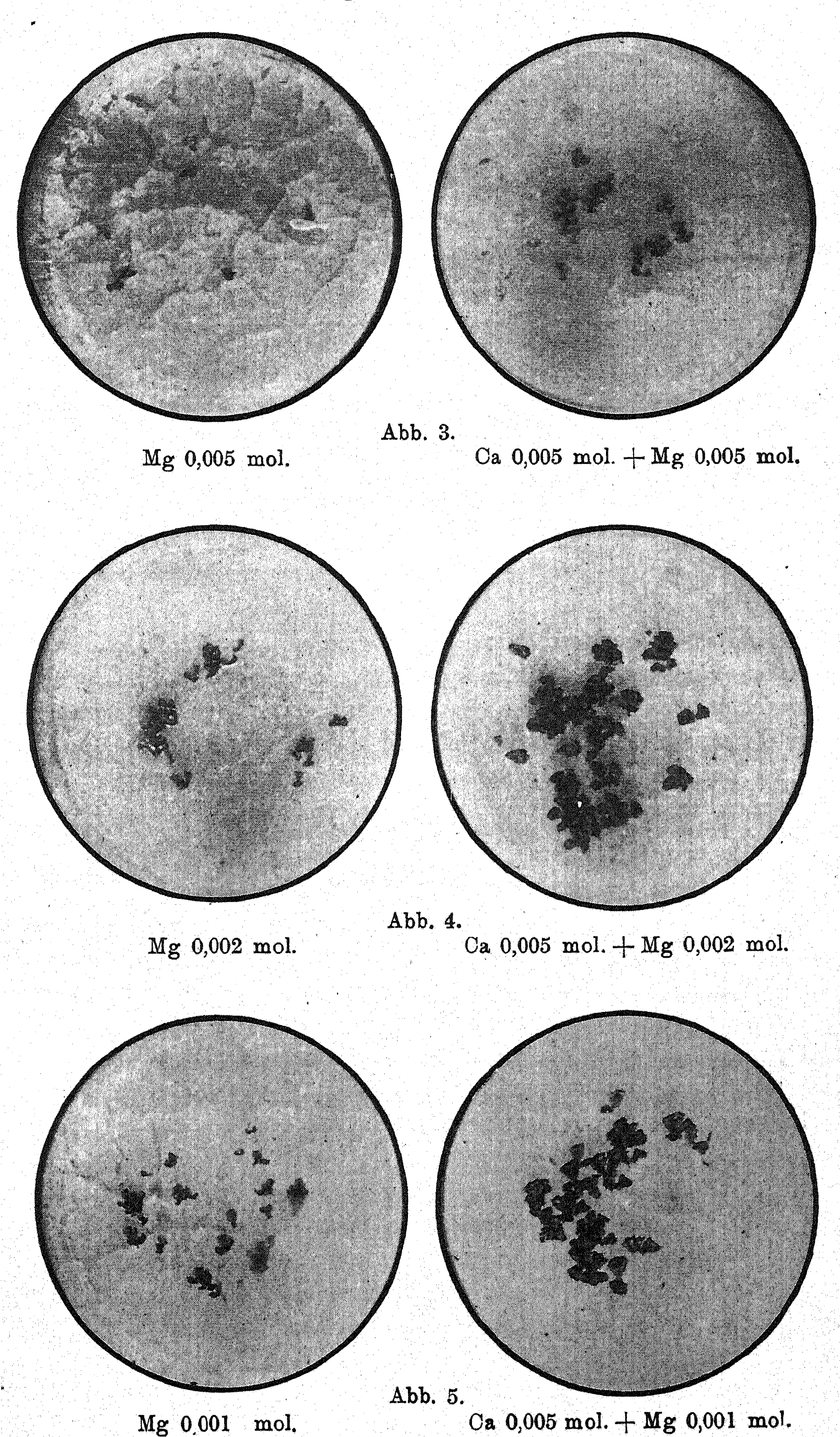


Abb. 3.
Mg 0,005 mol. Ca 0,005 mol. + Mg 0,005 mol.

Abb. 4.
Mg 0,002 mol. Ca 0,005 mol. + Mg 0,002 mol.

Abb. 5.
Mg 0,001 mol. Ca 0,005 mol. + Mg 0,001 mol.

von voller Wasserkapazität angestellt. Das pH wurde kolorimetrisch mittels Folienkolorimeter nach WULF bestimmt, welches sich als unersetzbar für Bestimmungen in Gallerte und feuchtem Quarzsand erwies. Um uns eine Vorstellung über die Unterschiede im osmotischen Druck der Lösungen zu bilden, wurde der Gefrierpunkt mancher Lösungen im Apparat von BECKMAN bestimmt. Die Unterschiede in der Depression waren so unbedeutend, daß man sie nicht zu berücksichtigen braucht. Nach der Sterilisation wurden die Brutknospen in die Mitte der Schalen gebracht und die Schalen an ein Südfenster gestellt.

Unsere Versuche wurden im Mai 1927 angestellt und werden noch fortgesetzt. Die Kulturen werden täglich beobachtet, der Moment der Bildung von Brutkörbchen fixiert, und nach einer gewissen Zeit die Thallome von jeder Kultur zwischen zwei Glasplatten gequetscht und mittels Projektionslampe auf Millimeterpapier projiziert, gezeichnet und die Flächen der Abbildungen berechnet.

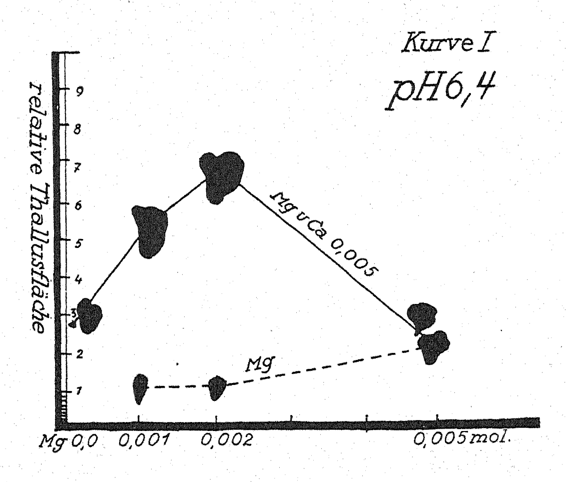
Bei den oben erwähnten Bedingungen entwickelte sich *Marchantia* sehr gut, besonders auf Siliciumgallerte. Auf Quarzsand entwickelt sich die Pflanze etwas langsamer, obwohl für Erhaltung der Feuchtigkeit auf sterile Weise gesorgt wurde. Die Resultate ununterbrochener Versuche waren vollkommen übereinstimmend, was mich anregt, dieselben zu beschreiben.

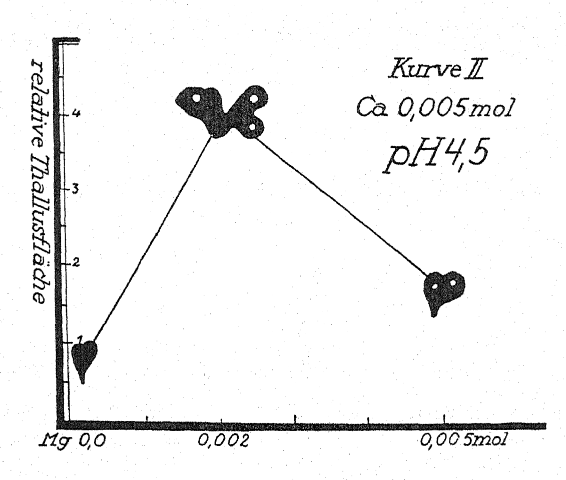
Am meisten überzeugend waren Versuche, in welchen Ca'' in beständiger und Mg'' in variablen Konzentrationen gegeben wurden. In der Serie von Versuchen mit beständiger Mg-Konzentration ließ sich schwerer eine Gesetzmäßigkeit bemerken. Aller Wahrscheinlichkeit nach erleidet das allgemeine Gleichgewicht der Lösungen beim Variieren der Konzentration von Mg-Ionen keine starke Änderung. Beim Variieren der Konzentration der Ca-Ionen dagegen wird eine verschiedene Quantität von Calciumphosphat präzipitiert, was ganz entschieden nicht ohne Bedeutung für die Pflanze ist.

Beschreibung der Versuche.

Versuch I. Nach dem ersten und zweiten Schema.

Der Versuch wurde am 5. Mai angestellt, und schon 14 Tage darauf ließ sich die günstige Wirkung der Lösung Ca 0,005 + Mg 0,002 Mol. auf pH 6,4 bemerken. Wenn wir die Kulturen auf den Lösungen mit Mg ohne Ca vergleichen (Abb. 3, 4 und 5), so sehen wir, daß bei der höchsten Konzentration 0,005 Mol.


Kurve I
pH6,4
relative Thallusfläche
Mg u Ca 0,005
Mg
Mg 0,0
0,001
0,002
0,005 mol.


Kurve II
Ca 0,005 mol
pH4,5
relative Thallusfläche
Mg 0,0
0,002
0,005 mol

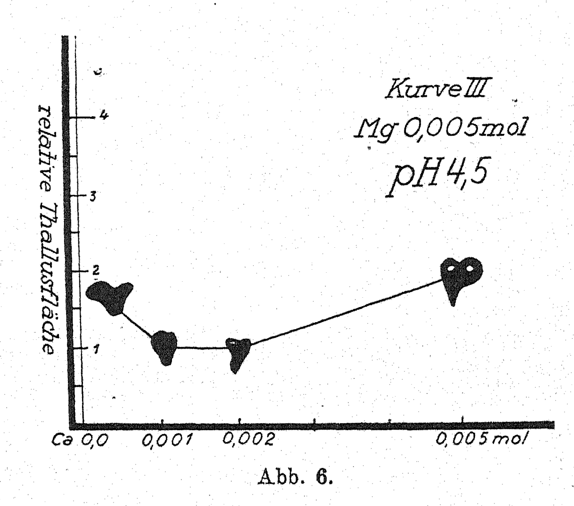

Kurve III
Mg 0,005 mol
pH 4,5
relative Thallusfläche
Ca 0,0
0,001
0,002
0,005 mol

Abb. **6.**

die Entwicklung am erbärmlichsten war, was bis zum Moment der Liquidation des Versuches (6. VI.) zu sehen war. Die Messungen der Thallome bestätigten unsere subjektive Beobachtung, was bei der angegebenen Kurve I (Abb. 6) zum Vorschein kommt. Dieser Versuch wurde liquidiert, bevor die Brutkörchen sich entwickeln konnten.

Versuch II.

Dieser Versuch wurde nach den beiden Schemas I und II angestellt, bei pH 4,5 wurden gleichzeitig Kulturen auf Lösungen mit beständiger Ca''-Konzentration und variablen Mg''-Konzentrationen und vice versa angestellt. Der Versuch wurde am 19. September angestellt. Manche Kulturen gingen zu Grunde infolge von Verunreinigung durch Schimmelpilze, die übriggebliebenen gaben aber Resultate, welche die vorigen bestätigten. Am 10. September fing in manchen Kulturen die Bildung von Brutkörbchen an; sie waren am zahlreichsten in der Kultur auf der Lösung Ca 0,005 + Mg 0,002 Mol. Am 13. Dezember wurden die Thallusflächen berechnet, und wieder erwies sich die obenerwähnte Lösung als optimal (Kurve 2, Abb. 6). Auf den Lösungen Ca 0,001 Mol. ohne Mg und Mg 0,005 Mol. wurden auch Brutkörbchen angelegt. Wenn wir die Flächen der Thallome auf Lösungen ohne Mg vergleichen, so sehen wir, daß auf Ca 0,001 die Fläche dreimal so groß war als auf Ca 0,005. Dasselbe wurde auch in einem zweiten Versuch bemerkt. Wenn wir aber die Kulturen auf beständiger Mg-Konzentration und variablen Ca-Konzentrationen vergleichen, so sehen wir ein entgegengesetztes Bild, nämlich auf der höchsten Ca-Konzentration fand eine optimale Entwicklung mit Anlage von Brutknospen statt (Kurve 3, Abb. 6).

Nach vier Monaten fand eine Ausgleichung in den Kulturen statt, und sie waren mit Brutknospen beinahe gleich überfüllt. Eine Ausnahme bildeten die Kulturen auf Lösungen: Ca 0,005, Mg 0,002, Mg 0,005 + Ca 0,002. Das pH am Ende des Versuches war in allen Kulturen beinahe gleich 6,0—6,4.

Versuch III.

Nach dem Schema III. Der Versuch umfaßte 15 Schalen, manche Kulturen gingen aber zu Grunde und leider auch die Kultur auf Ca 0,005 + Mg 0,002 Mol. Der Versuch wurde am 26. Januar angestellt, und am 26. März wurde ins Protokoll folgendes eingeschrieben:

Konzentr. von Ca u. Mg	pH	Entwicklung
Ca 0.005 + Mg 0,005	6,4	Gute Entwicklung, die Anlage von Brutkörbchen fängt an.
Ca 0,005 + Mg 0,005	5,8	In den Brutkörbchen befinden sich schon Brutknospen.
Ca 0,005 + Mg 0,005	4,5	Die breitesten Thallome, die Brutkörbchen mit Brutknospen überfüllt.
Ca 0 005 + Mg 0,001	6,4	Mächtige Entwicklung, eine Menge Brutkörbchen, welche mit Brutknospen überfüllt sind.
Ca 0,005 + Mg 0,001	5,8	Schwache Entwicklung.
Ca 0,005 + Mg 0,001	4,5	Ebenfalls nur ein Brutkörbchen.

In diesem Versuch war im allgemeinen die Lösung Ca 0,005 + Mg 0,001 bei pH 6,4 die optimale, für die Entwicklung und für die Bildung von Brutknospen fördernd. Wenn wir aber Kulturen mit gleichen Lösungen nur anderen pH-Werten vergleichen, so sehen wir, daß bei pH 6,4 die Konzentration von Mg 0,001 günstiger als 0,005 ist, und bei pH 4,5 das Gegenteil. Dieses überzeugt uns nochmals, daß nicht einzelne Faktoren sondern ihre Korrelation über die Entwicklung des Organismus entscheidet.

Dieses wurde auch im

Versuch IV

bestätigt, welcher auf Quarzsand nach dem Schema IV angestellt wurde. Der Versuch wurde am 18. Februar 1928 angestellt, und am 2. April ließ sich ein scharfer Unterschied in den Kulturen bemerken, was aus dem Protokoll zu ersehen ist.

Nr. der Kultur	Konzentration von Ca und Mg	pH am Anfang	Entwicklung	pH nach sechs Wochen
1.	Ca 0,005 + Mg 0,001	6,4	Gute Entwicklung, Thallus breit	6,0
2.		8,0	Entwicklung erbärmlich	6,0
3.	Ca 0,005 + Mg 0,001	6,4	Entwicklung beinahe gleich	6,0
4.		8,0		6,0
5.	Ca 0,005 + Mg 0,002	6,4	Mächtige Entwicklung, Thallus breit	6,0
6.		8,0	Schwache Entwicklung	6,0
7.	Ca 0,005 + Mg 0,003	6,4	Mächtige Entwicklung	6,0
8.		8,0	Schwache Entwicklung	6,4
9.	Ca 0,005 + Mg 0,004	6,4	Entwickl. schwach, aber auf pH 6,4 besser als auf pH 8,0	6,0
10.		8,0		6,0
11.	Ca 0,005 + Mg 0,005	6,4		5,8
12.		8,0		5,0

Wir sehen, daß in diesem Versuch die Lösungen Ca″ 0,005 + Mg″ 0,002 und Ca″ 0,005 + Mg 0,003 bei pH 6,4 sich als optimal erwiesen. Auf pH 8,0 blieben alle Kulturen in der Entwicklung zurück, ungeachtet dessen, daß eine Ausgleichung des pH stattfand, was die Resultate der anderen Versuche nochmals bestätigt.

Am 10. April fing die Bildung von Brutkörbchen in folgenden Kulturen an, Nr. 1, 5, 7, also auf denen, welche am 26. März als

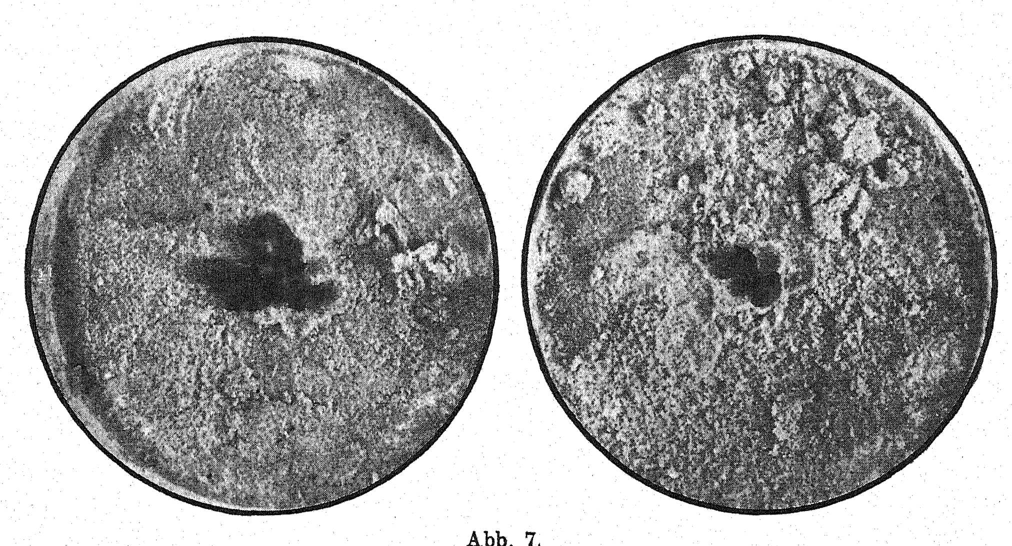


Abb. 7.
Ca 0,005 mol. + Mg 0,003 mol. pH 6.4. Ca 0,005 mol. + Mg 0,003 mol. pH 8.0.

optimal anerkannt worden sind. Das saure Milieu erwies sich als das günstigste, und eine Nachwirkung von pH wurde nochmals festgestellt (Abb. 7).

Da im Laufe des Jahres 1927—1928 sechs Versuche angestellt wurden — jeder umfaßte nicht weniger als 12 Schalen —, und da in jeder Schale sich mehrere physiologisch homogene Organismen entwickelten, und da alle Versuche in einer Richtung und zu allen Jahreszeiten angestellt wurden, so halten wir es für möglich, folgende Schlüsse in bezug auf Empfindlichkeit der *Marchantia* gegen Ca″- und Mg″-Konzentration in der Nährlösung zu ziehen.

1. Auf einer beständigen Ca-Konzentration und pH 6,4 erwies sich der Zusatz von Mg in den Konzentrationen 0,001, 0,002 und 0,003 Mol. als der günstigste für die Entwicklung, dabei war 0,002 optimal.

Da in manchen Versuchen in den Kulturen ohne Mg (Versuch II und I/IV) auf Konzentrationen von Ca 0,001 und 0,005 Mol.

und ohne Ca bei der Konzentration von Mg 0,005 (Versuch II) die Bildung von Brutknospen stattfand, so läßt sich in unserer Versuchsanordnung auf diesem Entwicklungsstadium die Unentbehrlichkeit von Mg'' sowie auch von Ca'' nicht feststellen.

2. Das pH übte einen großen Einfluß auf die Beziehung von *Marchantia* zum Verhältnis $\frac{CaO}{MgO}$ aus in dem Sinn, daß bei einer Konzentration von Ca 0,005 Mol. und pH 6,4 die günstigste Konzentration von Mg 0,002 Mol. war und bei pH 4,5—0,005 Mol. Dieselben Konzentrationen von Mg erwiesen sich auch in Lösungen ohne Ca bei denselben pH-Werten als die günstigsten. Dieses stimmt mit den Resultaten von TSCHIJEVSKAJA überein, welche in den Versuchen mit Flachs konstatierte, daß je nach der Konzentration von $MgSO_4$ in der Nährlösung die Wirkung von pH verschieden sein kann.

3. Auf Nährlösungen ohne Mg'' erwies sich die schwächste Ca-Konzentration (0,001) als die günstigste, sie stimulierte die Bildung von Brutknospen, was sich auf den höheren Konzentrationen niemals bemerken ließ. Auf den Lösungen ohne Ca bei pH 6,4 erwies sich als günstigste Mg-Konzentration 0,002 Mol. und bei pH 4,5—0,005, auf welcher eine reichliche Bildung von Brutknospen stattfand. Dieses Ergebnis bestätigt nochmals, daß nicht einzelne Faktoren, sondern die Zusammenwirkung mehrerer Faktoren über die Entwicklung der Pflanze entscheidet.

4. Obwohl wir also für *Marchantia* ein optimales Verhältnis $\frac{CaO}{MgO}$ feststellten, welches die Theorie von LOEW zu bestätigen scheint, gaben unsere Versuche keinen Anlaß, etwas über die Giftigkeit von Mg auszusagen; bei einem entsprechenden pH konnten die Pflanzen bei der höchsten Mg-Konzentration Ca-Ionen entbehren, dasselbe läßt sich auch über Mg sagen.

Deshalb können wir auf Grund unserer Versuche des Jahres 1927/28 mit Sicherheit nur folgendes behaupten:

1. Saures Milieu ist das günstigste für *Marchantia.*
2. Das ursprüngliche pH übt eine dauerhafte Nachwirkung aus und entscheidet über die ganze Entwicklung von *Marchantia.*

Zum Schluß fühle ich mich verpflichtet, Herrn Prof. O. A. WALTHER meinen innigsten Dank für seinen Beistand auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

BENECKE, W., Über die Keimung der Brutknospen von *Lunularia cruciata.* Bot. Zeitung. 61. Jahrg. 1903. 1. Abt., S. 19.

BUCH, H. I., Physiologische und morphologische experimentelle Studien an beblätterten Lebermoosen. Översikt av Finska Vetenskap Societetens Förhandlingar. Bd. 62. S. 1916—1920.

CZAPEK, Biochemie der Pflanzen. 1924.

DACHNOVSKY, A., Zur Kenntnis der Entwicklungsphysiologie von *Marchantia polymorpha*. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 44. 1907. S. 254.

DOJARENKO, A., Über die Hypothese von LOEW über die Rolle des Kalkes im Boden. Zeitschr. f. experimentelle Agronomie. Bd. IV. 1903. S. 183—186 (russisch).

FORSTER, K., Die Wirkung äußerer Faktoren auf die Entwicklung und Gestaltbildung bei *Marchantia polymorpha*. Planta. Bd. 3. Heft 2/3. 1927. S. 225—291.

GERTZ, O, Zur Physiologie der Rhizoidenbildung bei den Brutkörpern von *Lunularia cruciata* L. Acta Universitatis Lundensia. XXII. 1926.

KOSSOWITSCH, P., und ALTHAUSEN, L., Die Wirkung von CaO und MgO auf den Boden und die Pflanze. Die Arbeiten des Kongresses für allgemeine und angewandte Chemie 1907. St. Petersburg 1909. S. 490 (russisch).

KONOWALOF, I, Zur Frage über das Verhältnis zwischen Kalk und Magnesium in Nährlösungen. Zeitschr. f. angewandte Agronomie. Bd. X. 1909. S. 303 (russisch).

LILIENSTERN, M., Physiologisch-morphologische Untersuchung über *Marchantia polymorpha* in Reinkultur. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XLV. Heft 7. 1927. S. 447—453.

—, —, Travaux de la societé de naturalistes de Leningrad. Section Botanique T. XII 3. 1927. p 70—94 (russisch).

—, —, Zur antagonistischen Wirkung der H- und Ca-Ionen auf die Entwicklung von *Saprolegnia*. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung f. theoretische und angewandte Limnologie. Bd. III. S. 277—281.

MAXIMOF, N., Zur Kenntnis des Photoperiodismus. Vorgetragen dem russ. Botanikerkongreß in Leningrad 1928.

LIPMAN, Ch., A critique of the hypothesis of the lime magnesia ratio. Plant World. Vol. 19 Number 4—5. 1916.

MÜLLER, K, Über Anpassungen der Lebermoose an extremen Lichtgenuß. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 34. 1916. S. 142—152.

PATSCHOVSKY, N., Der Einfluß der Ernährung auf die Formbildung und den Entwicklungsrythmus von *Funaria hygrometrica* L. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. XLVI. Heft 2. 1928. S. 113—187.

PRINGSHEIM, E., Physiologische Studien an Moosen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 60. 1921. S. 493—550.

SERVATTAZ, C., Dêveloppement et la nutrition des mousses en milieux stérilisés. Ann. de sc. nat XVII. 1913.

TSCHIJEVSKAJA, Z., Physiological Studies on Flax. Bulletins of the Plant Physiologie Experiment Station at Detskoje Scelo 1927. p. 85—120 (russisch).

WAYNICK, D., The chemical composition of the plant as further proof of the close relation between antagonism and cell permeability. Univ. of California Publ. Vol. 3. Number 8. 1918.

41. N. A. Maximow und T. A. Krasnosselsky-Maximow: Schwankungen im Verlauf der Photosynthese.

(Eingegangen am 8. Mai 1928. Vorgetragen in der Maisitzung.)

Die experimentell-ökologische Richtung, welche in der gegenwärtigen Pflanzenphysiologie immer mehr und mehr hervortritt, stellt sich neue Probleme auf dem Gebiete eines, so wie es schien, durchaus studierten Prozesses wie die Photosynthese. Wir begnügen uns jetzt nicht mehr mit Untersuchungen über die Assimilation unter künstlichen Laboratoriumsbedingungen in einer Atmosphäre, welche bis 10 % CO_2 enthält; um den Gang dieses Prozesses in der Natur zu verstehen, müssen wir ihn unter solchen Bedingungen untersuchen, welche sich den natürlichen Lebensverhältnissen möglichst nähern, nämlich bei normalem CO_2-Gehalt, welcher 0,5—0,6 mg pro Liter nicht übertrifft.

Die interessanten Untersuchungen von LUNDEGÅRDH (1) trugen dazu bei, unseren gewöhnlichen Vorstellungen über die Assimilation unter natürlichen Lebensbedingungen eine andere Wendung zu geben. Als Beispiel erwähne ich die Abhängigkeit der Photosynthese von der Temperatur, welche von LUNDEGÅRDH ausführlich untersucht wurde, und welche bei geringem CO_2-Gehalt in der Atmosphäre einen ganz anderen Charakter als bei hohem Gehalte hat. LUNDEGÅRDH gab auch einen wertvollen Apparat für die Untersuchung der Assimilation in der atmosphärischen Luft, welcher unter dem Namen „Glockenapparat“ allgemein bekannt geworden ist.

Wir haben die Absicht gehabt, mit diesem Apparat eine vergleichende Untersuchung der Größe der Assimilation bei verschiedenen Sorten von Kulturpflanzen zu unternehmen. Für unsere Versuche mußten wir die Pflanzen in solche Bedingungen stellen, welche den Verhältnissen in der freien Natur so nahe wie möglich standen.

Zu diesem Zweck blieb die Pflanze in offener Luft, also in Bedingungen, in welchen sie kultiviert wurde, und nur einzelne Blätter, ohne von der Pflanze abgetrennt zu sein, wurden in flache Glasrezipienten hineingebracht, welche an einem Ende offen und am anderen in ein enges Ableitröhrchen ausgezogen waren; durch das offene Ende wurde der Rezipient auf das Blatt aufgeschoben. Solche Rezipienten sind ihrer Konstruktion nach denen von ŽEMČUŽNIKOW (2) sehr ähnlich. Das Ableitröhrchen wurde mittels

Gummischlauchs mit dem Glockenapparat verbunden, und die Luft, welche durch den Rezipienten mit dem Blatte in das offene Ende eintrat, konnte durch das Ableitröhrchen in den Apparat übergeleitet werden, um später analysiert zu werden. Um die Diffusion zu vermindern, wurde zwischen dem Blatte und den Wänden des Rezipienten am offenen Ende ein Wattepfropfen eingeschoben.

Wir werden in dieser Mitteilung weder die Konstruktion des Apparates noch den Gang der Analyse beschreiben. Wir erwähnen nur, daß die Beschreibung, welche von LUNDEGÅRDH gegeben ist, an einer übermäßigen Kürze leidet und für die Reproduktion ebenso wie für die Beherrschung dieses außerordentlich kapriciösen Apparates, welcher große Praktik und Sorgfältigkeit in der Arbeit fordert, ungenügend ist. Die ganze CO_2-Menge, welche zu bestimmen ist, übertrifft ja nicht 1—2 mg. Unsere Apparate waren nach dem Modell, welches von Prof. O. A. WALTHER aus dem Laboratorium von LUNDEGÅRDH gebracht wurde, verfertigt, und außerdem hatten wir die Möglichkeit, bei dem Ausarbeiten der Methodik seine Anzeigen zu benutzen, da er direkt unter der Leitung des Erfinders des Apparates gearbeitet hatte. Es ist für uns eine angenehme Gelegenheit, Herrn Prof. O. A. WALTHER unseren herzlichsten Dank für seinen Beistand auszusprechen.

Da das eine Ende unseres Rezipienten offen war, so konnte die Diffusion nur bei einem genügend schnellen Luftstrom vermieden werden. Nach einigen Orientierungsversuchen erwies sich die Versuchsdauer von 4 Minuten als die geeignetste. Da unsere Apparate zirka 2800 ccm faßten, so war die Geschwindigkeit des Durchströmens der Luft zirka 42 Liter pro Stunde. Bei dem Volumen unserer Rezipienten, zirka 40 ccm, betrug es zirka 20 Luftwechsel pro Minute. Wir betrachteten diese Geschwindigkeit als genügend für unsere Zwecke. Anfangs dachten wir, daß bei dieser Geschwindigkeit das Überwärmen des Blattes und des Rezipienten durch die Sonnenstrahlen vermieden wird. Es zeigte sich aber, daß eine Erwärmung doch stattfand, und da wir nicht wünschten, dem Beispiel von LUNDEGÅRDH zu folgen und den Rezipienten in eine Wanne mit Wasser einzutauchen, so zogen wir vor, uns mit Versuchen im Schatten zu begnügen. Um über zuverlässige Zahlen zu verfügen, welche die Assimilationsfähigkeit der Versuchspflanzen charakterisieren können, beschränkten wir uns nicht mit einer Bestimmung, sondern machten vier oder sogar acht aufeinanderfolgende Bestimmungen; dabei blieb das Blatt die ganze Zeit im Rezipienten. Selbstverständlich mußte für jede Bestimmung ein anderer Apparat verwendet werden. Zur Kontrolle wurden die

ganze Zeit Luftproben genommen. Da wir über 12 Apparate verfügten, so dienten 8 zu der Bestimmung der Assimilation und 4 zur parallelen Luftanalyse.

Da wir die Bestimmungen unter möglichst identischen Bedingungen machten und bei einer wenig schwankenden Intensität des zerstreuten Lichtes während der kurzfristigen Versuche, so erwarteten wir, ziemlich nahe Werte für aufeinanderfolgende Bestimmungen zu erhalten. In der Wirklichkeit erwies sich aber etwas anderes. Die aufeinanderfolgenden Analysen der atmosphärischen Luft gaben beinahe übereinstimmende, dagegen gab in derselben Zeit eine solche Reihe von Analysen der Luft, welche durch den Rezipienten mit dem assimilierenden Blatt durchströmte, sehr schwankende Zahlen.

Im ganzen wurden 40 Versuche mit Gerste, Soja, Buchweizen und Hirse (*Panicum miliaceum*) angestellt. Die Pflanzen wurden in Vegetationsgefäßen kultiviert. 2—3 Stunden vor dem Versuch wurden sie immer sorgfältig begossen und in schattige Stellen gebracht. Wir geben hier manche Resultate an, wobei überall zum bequemen Vergleich die Quantität der zerlegten Kohlensäure während einer Bestimmung in Milligramm auf 1 Quadratdezimeter der nicht verdoppelten Blattfläche berechnet ist.

1. Versuche mit Buchweizen.

Versuch 13. 4. Juli. Anfang des Versuches: 12 Uhr mittags. Dauer der Einzelbestimmungen: 7 Min. Temp. 23° C.

Zerlegt CO_2: 1,225 0,945 0,595 0,945 mg.

Durchschnitt: 0,927 mg. Maximale Abweichung vom Durchschnittswert: + 0,298 mg (32 %); — 0,332 mg (36 %).

Versuch 14. 28. Juli, 11 Uhr 30 Min. vorm. Dauer der Einzelbestimmungen: 8 Min. Temp. 20,5° C.

Zerlegt CO_2: 0,680 0,016 0,576 1,032 0,048 0,096 mg.

Durchschnitt: 0,432 mg. Maximale Abweichung vom Durchschnittswert: + 0,600 (139 %); — 0,416 (96 %).

In diesem Versuch sank die Photosynthese bei der zweiten Bestimmung beinahe bis 0, danach stieg sie bedeutend höher als zu Anfang, um dann wieder stark zu sinken.

2. Versuche mit Gerste.

Versuch 26. 16. August, 12 Uhr mittags. Temp. 25° C. Dauer der Bestimmungen: 4 Min.

Zerlegt CO_2: 1,864 1,132 1,132 1,976 mg.

Durchschnitt: 1,526 mg. Maximale Abweichung: + 0,450 (29 %), — 0,394 (26 %).

Versuch 21. 2. August, 3 Uhr 10 Min. nachm. Temp. 24,2° C. Der Versuch wurde gleichzeitig mit zwei Blättern von einem und demselben Stengel angestellt, dabei war das Blatt A höher am Stengel inseriert als das Blatt B.

Dauer der Einzelbestimmungen: 4 Min.

Zerlegt CO_2:					
Blatt A:	1,080	0,672	0,604	1,144	mg
Blatt B:	0,560	0,580	0,376	0,408	„

Für A: Durchschnitt 0,872, maximale Abweichung + 0,272 (31 %)
— 0,268 (31 %)

Für B: Durchschnitt 0,470, maximale Abweichung + 0,110 (23 %)
— 0,094 (20 %)

Ungeachtet dessen, daß beide Blätter gleichzeitig untersucht wurden und daher auf die eventuellen für uns unbemerkbaren Schwankungen der äußeren Bedingungen (z. B. Licht) gleich reagieren müßten, stimmten diese Schwankungen im Verlauf der Assimilation nicht überein. So zeigt die zweite Bestimmung bei Blatt A ein bedeutendes Sinken und bei Blatt B ein schwaches Steigen der Assimilation. Bei der dritten Bestimmung sehen wir bei A eine stationäre Assimilation, dagegen bei B ein starkes Sinken. Bei der vierten Bestimmung das Gegenteil, bei B bleibt die Assimilation auf demselben Niveau, bei A aber steigt sie bedeutend.

Versuch 38. 31. August, 12 Uhr 15 Min. nachmittags. Temp. 16,5° C. Andauernder Versuch mit einem und demselben Gerstenblatt: 8 Bestimmungen, zu 4 Minuten jede.

Zerlegt CO_2: 0,792 1,112 0,964 1,228 1,144 0,744 0,912 1,144.

Durchschnitt: 1,004 mg, maximale Abweichung + 0,224 (22 %),
— 0,260 (26 %).

In diesem Versuch sehen wir im Laufe von weniger als 40 Min. drei Steigerungen und zweimaliges Sinken der Photosynthese.

3. Versuche mit Hirse.

Versuch 34. 22. August, 12 Uhr 15 Min. Temp. 18° C. Zwei Blätter von einer und derselben Pflanze, das Blatt A höher als das Blatt B am Stengel inseriert. Dauer der Bestimmungen: 4 Minuten.

Zerlegt CO_2:					
Blatt A:	1,560	1,320	1,608	1,396	mg
Blatt B:	0,844	0,604	1,236	0,912	„

Für A: Durchschnitt 1,472 mg, maximale Abweichung + 0,136 (9 %)
— 0,152 (10 %)

Für B: Durchschnitt 0,900 mg, maximale Abweichung + 0,336 (37 %)
— 0,296 (33 %)

In diesem Versuch gingen die Schwankungen in den beiden Blättern mehr oder weniger parallel, jedoch mit einer verschiedenen Amplitüde.

Versuch 35. 24. August, 12 Uhr mittags. Zwei andere Blätter von derselben Pflanze wie in Versuch 34. Dauer der Bestimmungen: 4 Minuten.

Zerlegt CO_2: Blatt A: 0,824 0,288 0,508 0,700 mg
Blatt B: 0,268 0,076 0,232 0,464 „

Für A: Durchschnitt 0,580 mg, maximale Abweichung + 0,244 (42 %)
— 0,292 (50 %)

Für B: Durchschnitt 0,255 mg, maximale Abweichung + 0,209 (82 %)
— 0,179 (70 %)

4. Versuch mit Soja.

Versuch 23. 4. August, 10 Uhr 30 Min. morgens. Temp. 24° C. Dauer der Bestimmungen: 4 Minuten.

Zerlegt CO_2: 1,412 0,668 0,836 1,600 mg.

Durchschnitt: 1,135 mg, maximale Abweichung + 0,471 (42 %),
— 0,461 (41 %).

Die Assimilationskurve gibt einen starken Sprung nach oben, auf welchen ein ebenso starker Sprung nach unten folgt.

Versuch 24. 4. August, 3 Uhr 15 Min. nachmittags. Temp. 25° C. Dasselbe Blatt wie im vorigen Versuch. Während der Pause zwischen den Versuchen blieb das Blatt im Rezipienten im zerstreuten Licht, und die Luft wurde ununterbrochen durchgesaugt.

Zerlegt CO_2: 1,368 1,264 0,692 1,216 mg.

Durchschnitt: 1,135 mg, maximale Abweichung + 0,233 (21 %),
— 0,443 (39 %).

Die zwei ersten und die letzte Bestimmung gaben nahe Zahlen, doch erwies die dritte Bestimmung ein Sinken von 39 % vom Durchschnitt.

Versuch 32. 21. August, 11 Uhr früh. Temp. 20° C. Der Versuch wurde mit zwei Exemplaren von Soja angestellt; das eine (A), welches bei vollem Sommertag kultiviert wurde, das zweite (B), bei künstlich verkürztem Tag (12 Stunden).

Bestimmungen (4 Minuten) gleichzeitig bei Blatt A und B.

Zerlegt CO_2: Blatt A: 0,960 0,680 1,080 0,760 mg
Blatt B: 2,120 1,680 1,240 1,600 „

Durchschnitt für A: 0,870 mg, maximale Abweichung + 0,210 (24 %)
— 0,190 (22 %)

Durchschnitt für B: 1,660 mg, maximale Abweichung + 0,460 (18 %)
— 0,420 (25 %)

Diese Zahlen zeigen, daß im Durchschnitt die Blätter einer Pflanze von einem 12stündigem Tag mehr als doppelt so energisch assimilieren als die von Pflanzen, welche am langen Tag kultiviert wurden. Doch verläuft die Assimilation der beiden Pflanzen sprungweise, dabei stimmen diese Sprünge weder in der Zeit noch in der Richtung überein.

Dies beweist, daß hier nicht äußere Faktoren die Rolle spielen, da sie gleichzeitig auf beide Pflanzen wirken, sondern irgendwelche innere Ursachen.

Versuch 33. 21. August, 2 Uhr mittags. Temp. 21° C. Dieselben Blätter wie im Versuch 32. In der Zwischenzeit wurde Luft durch den Rezipienten durchgesaugt.

Zerlegt CO_2: Blatt A: 0,192 0,232 0,256 0,216 mg
Blatt B: 0,932 1,000 0,776 1,060 „

Durchschnitt für A: 0,224 mg, maximale Abweichung + 0,032 (14 %)
— 0,032 (14 %)

Durchschnitt für B: 0,942 mg, maximale Abweichung + 0,118 (13 %)
— 0,136 (14 %)

Während der Nachmittagsstunden stieg der Unterschied in der Photosynthese zwischen den Kontrollpflanzen und den zwölfstündigen bedeutend. Die Schwankungen im Verlauf der Photosynthese wurden etwas abgeschwächt, doch erwies sich ihr Verlauf als nicht übereinstimmend.

Versuch 36. 29. August, 10 Uhr morgens. Temp. 18° C. Es wurden aufeinanderfolgend 6 vierminütige Bestimmungen gemacht, dann wurde im Laufe einer Stunde durch den Behälter mit dem Blatte Luft durchgesaugt, und es folgten dann 5 neue Bestimmungen.

Zerlegt CO_2: 0,816 0,628 1,008 0,628 1,084 0,946 mg.

Pause von 1 Stunde. Dann: 0,368 0,192 0,856 0,040 0,628 mg.

Durchschnitt vor der Pause: 0,848 mg, maximale Abweichung + 0,236 (28 %), — 0,220 (26 %).

Durchschnitt nach der Pause: 0,416 mg, maximale Abweichung + 0,440 (109 %), — 0,376 (90 %).

Während der Morgenstunden war die Assimilation etwas höher, gegen Mittag sank sie bedeutend, gleichzeitig stieg aber die Amplitüde der Schwankungen, indem sie 90—100 % in beiden Richtungen vom Durchschnitt erreichte.

Wir geben die übrigen Versuche nicht an, da sie im ganzen identische Resultate zeigen. In keinem von unseren 40 Versuchen

gelang es uns, einen regelmäßigen Verlauf der Photosynthese nachzuweisen, immer wurden starke Schwankungen beobachtet, welche manchmal 25—50 % des Durchschnittswertes erreichten und die Grenzen des möglichen Versuchsfehlers übertrafen. Wir überzeugten uns davon, indem wir alle vier Minuten die Luft, welche durch einen Behälter ohne Blatt durchgesaugt wurde, analysierten. In allen diesen Fällen erhielten wir sehr eindeutige Zahlen. Als Beispiel geben wir zwei Reihen von solchen Bestimmungen an (die Zahlen bedeuten CO_2 in mg pro Liter durchgesaugte Luft).

I. 0,535 0,539 0,553 0,522 0,550 0,546 0,535 0,561 mg.

Durchschnitt: 0,542 mg, maximale Abweichung + 0,019 (3,5 %), — 0,020 (3,7 %).

II. 0,530 0,530 0,500 0,530 0,539 0,515 0,530 0,515 mg.

Durchschnitt: 0,523 mg, maximale Abweichung + 0,016 (3,1 %), — 0,023 (4,4 %).

Beim Durchsaugen der Luft durch einen leeren Behälter übertrafen die Abweichungen nicht 3—5 %, dagegen beim Durchströmen durch einen Behälter mit Blatt betrugen diese Abweichungen 25—50 % und auch mehr.

So erwiesen unsere Resultate, daß bei konstanten äußeren Bedingungen der photosynthetische Prozeß nicht gleichmäßig verläuft sondern sprungweise, dabei kann während eines so kurzen Zeitintervalls, wie 4 Minuten, seine Intensität mehr als aufs Doppelte steigen oder sinken. Da nach diesen kurzfristigen Erhöhungen ebensolche Senkungen folgen, so werden beim Berechnen der Quantität von Kohlensäure, welche während einer längeren Zeit zersetzt wurde, diese Schwankungen summiert, und der Verlauf der Photosynthese scheint mehr oder wenig gleichmäßig. Solche lange Intervalle waren aller Wahrscheinlichkeit nach die Ursache davon, daß die von uns beobachteten Schwankungen im Verlauf der Photosynthese der Aufmerksamkeit anderer Forscher entgingen.

Die Ursachen dieser Schwankungen sieht man bis jetzt nicht klar. Man kann vermuten, daß der photosynthetische Prozeß in jeder Zelle sprungweise verläuft, von Zeit zu Zeit hält er wegen Anhäufung der Assimilationsprodukte an und wird nach dem Abwandern der Assimilate beschleunigt. Diese Sprünge können auch deswegen stattfinden, weil die Photosynthese ein komplizierter Prozeß ist, der in mehreren Phasen verläuft, und weil einzelne Phasen nicht immer miteinander koordinieren und infolgedessen zeitweise Verzögerungen und Beschleunigungen dieses

Prozesses stattfinden. Außer diesen inneren Ursachen können die von uns beobachteten Schwankungen durch äußere, nämlich durch rythmische Bewegungen der Spaltöffnungen hervorgerufen werden. In den letzten Jahren wird die Literatur mit Angaben bereichert, die uns zeigen, daß auch der Prozeß der Transpiration, welcher ebenfalls mit dem Zustande der Spaltöffnungen verbunden ist, nicht gleichmäßig sondern sprungweise verläuft, und diese manchmal starken Sprünge können nur bei rasch aufeinanderfolgenden Bestimmungen entdeckt werden. Derartige Beobachtungen finden wir bei BLAGOWESTSCHENSKY (3), und sie wurden ebenfalls von Prof. WOTSCHAL und Prof. KELLER im Jahre 1926 auf dem Kongreß der Russischen Botaniker mitgeteilt. Interessant sind die neuen Beobachtungen von AGAMOV (4), welche in meinem Laboratorium gemacht wurden, daß bei welkenden Pflanzen ebenfalls die Transpiration sprungweise verläuft, aber nur in dem Falle, wenn die Wasserabgabe durch die Spaltöffnungen nicht vollständig ausgeschlossen ist. Wenn man aber die Spaltöffnungen mit Vaselin verstopft und dem Wasserdampf nur den Weg durch die obere spaltöffnungsfreie Blattepidermis überläßt, wird der Verlauf der Transpiration wieder gleichmäßig. Die Beobachtungen von AGAMOV machen es wahrscheinlich, daß die Sprünge im Verlauf der Transpiration zum großen Teil, wenn auch nicht vollständig, durch Bewegungen der Spalten erklärt werden können. Diese Bewegungen können bei verschiedenen Spaltöffnungen ein und desselben Blattes nicht gleichzeitig stattfinden und können deshalb Verzögerungen und Beschleunigungen im Verlauf der Transpiration hervorrufen.

Da die Intensität der Photosynthese in normaler atmosphärischer Luft, welche sehr arm an Kohlensäure ist, in einem noch höheren Maße vom Grad der Spaltweite abhängt, so ist es durchaus möglich, daß die von uns beobachteten starken Schwankungen der Photosynthese hauptsächlich durch periodische Änderungen im Durchmesser der Spaltöffnungen hervorgerufen sind.

So sind die möglichen Erklärungen der von uns beobachteten Schwankungen im Verlauf der Photosynthese. Welche von ihnen am nächsten der Wirklichkeit entspricht, sollen weitere Untersuchungen entscheiden.

Leningrad, Institut für angewandte Botanik,
Mai 1928.

Literatur.

1. LUNDEGÅRDH, H., Neue Apparate zur Analyse des Kohlensäuregehaltes der Luft. — Biochemische Zeitschrift, Bd. 131, 1922, S. 109—118.
2. ŽEMČUŽNIKOV, E., und SKASKIN, TH., Über den Verlauf der Tagesassimilation der Weizenvarietäten. — Arbeiten der Nord-Kaukasischen Assoziation der wiss. Forschungsinstitute, Lief. 7, 1927, S. 1—15 (russ. mit deutsch. Zusammenfassung).
3. BLAGOWESTSCHENSKI, A. W., The botanical station of the Central Asian Univ. in summer 1924. — Bull. Univ. Asie Central Taschkent, Lief. 7, 1924, S. 8—14 (russ. mit engl. Zusammenfassung).
4. AGAMOV SARIBEK, Über die cuticulare Transpiration. — Bull. du Jardin Bot. de Leningrad, vol. 26, 1927, S. 576—594 (russ. mit deutsch. Zusammenfassung).

42. B. Kubart: Das Problem der tertiären Nordpolarfloren.

(Vorläufige Mitteilung.)
(Mit 3 Abbildungen im Text.)
(Eingegangen am 20. Mai 1928. Vorgetragen in der Maisitzung.)

Rings um den Nordpol herum befindet sich eine Reihe von Fundstellen fossiler Pflanzenreste aus verschiedenen geologischen Zeitepochen. Ganz besonders O. HEER ist es gewesen, der in seiner „Flora fossilis arctica“ die Materialien dieser Fundstätten bearbeitet hat. Wohl die wichtigsten und für uns auch am interessantesten sind hierbei unzweifelhaft die tertiären Pflanzenreste, da sie zeigen, daß noch in nicht gar zu ferne zurückliegender Zeit „rings um den Nordpol herum“ ein üppiges Pflanzenleben möglich war, was heute nicht mehr der Fall ist. Diese tertiären Floren des hohen Nordens bildeten daher stets ein Problem, dessen Erklärung auf verschiedenstem Wege angestrebt worden ist. NEUMAYER und NATHORST haben durch die Annahme von Polverschiebungen eine Erklärung dieses Rätsels versucht, wobei NEUMAYER eine Verlagerung des Nordpoles im Meridian von Ferro um 10 Grad gegen das nordöstliche Asien hin annahm, während NATHORST eine Verschiebung des Nordpols um 20 Grad in dem Meridian 120 Grad östlich von Greenwich vorschlug. Aber in beiden Fällen zeigte es sich, daß diese Annahmen nicht genügen, denn in der Stellung des Poles nach NEUMAYER erscheinen die tertiären Pflanzenreste der Neusibirischen Inseln sogar auf etwa 85 Grad nördlicher Breite und bei der Pollage nach NATHORST kommt der Fundort von Tschirimyi Kaja gleichfalls auf die gleiche Breite von 85 Grad, welche Breite selbst unter den heutigen Verhältnissen nicht einmal von dem nördlichsten Fundorte tertiärer Pflanzenreste, dem Grinnellande bei 81 Grad 46 Minuten, erreicht wird. NATHORST selbst sah diese Schwierigkeiten ein und hat in späteren Jahren mit stiller Resignation ausgeführt, daß es uns leider zur Zeit unmöglich ist, des Rätsels Lösung für die Existenzmöglichkeit dieser tertiären Floren im hohen Norden zu finden.

KOKEN und BERRY treten zum Unterschiede von diesen beiden Autoren warm dafür ein, daß Änderungen in der Verteilung von Wasser und Land, wobei den Meeresströmungen selbstredend noch ein besonderer Einfluß zufällt, die Erklärung für das Vorkommen der tertiären Floren im hohen Norden bieten, und GOTHAN

meint schließlich im Anschlusse an F. KERNER und Versuche von H. MOLISCH mit *Aspidistra elatior*, *Aucuba japonica*, *Buxus sempervirens*, *Laurus nobilis*, *Hedera helix* und *Vinca minor*, daß „eine Anzahl durchaus vorsichtiger Forscher mit allem Ernst die Existenz einer polnahen Vegetation sogar immergrüner Gewächse heutiger Art für möglich halten, und diese Möglichkeit unserem Verständnis näher zu bringen suchen. Auch sie sprechen dabei nicht von Änderung des Polarklimas, nicht von Polverschiebungen usw., und begnügen sich mit Betrachtungen der sich bietenden Schwierigkeiten, und versuchen sie zu erleichtern. Mehr kann man eben nicht tun, ohne in Gewalthypothesen, Transcendentalgeologie usw. zu verfallen“ (GOTHAN, Palaeobiologische Betrachtungen S. 85) oder wie GOTHAN einleitend schreibt: „Est modus in rebus, sunt certi denique fines“. Wenn ich auch unumwunden zugestehen will, daß dieser Leitspruch ganz sicher eine gewisse Berechtigung hat und uns vor allem vor utopischen Phantastereien bewahren soll, so bekenne ich mich aber doch frei und offen zu der Auffassung, daß der Naturwissenschaftler vor ungelösten oder auch scheinbar unlösbaren Problemen nie zurückschrecken darf, und ganz besonders dann erst recht nicht, wenn sich ihm Tatsachen bieten, deren richtige Erfassung und Aneinanderreihung vielleicht schließlich doch des Rätsels Lösung bringen könnten. Ich befolge daher gewiss auch SEWARDs Aufmunterung, wenn ich doch den Versuch wage, dem Rätsel der Polarfloren, wenn auch auf einem andern als dem bisherigen Wege, beizukommen. Allerdings fühle ich noch mehr als gerade SEWARD selbst die Unzulänglichkeit meiner Kräfte und meines Wissens, denn „an adequate treatment of the subjekt of arctic vegetation, past and present, is possible only to botanists who have studied both the floras of former ages and those which still exist in Arctic lands“.

Vor allem heißt es aber, die „klimatologischen“ Ergebnisse O. HEERs auf Grund seiner Bestimmungen auf das richtige Maß zurückzuführen. So führt zum Beispiel O. HEER für das Miozän von Sachalin *Cinnamomum*, *Nilssonia*, *Sterculia*, *Sapindus*, *Cassia*, *Smilax*, dann aber auch *Populus*, *Salix*, *Betula*, *Alnus*, *Ulmus* an und begründet durch das Vorkommen der erstgenannten Pflanzen selbstredend für das Miozän von Sachalin ein wärmeres Klima, als es heute dort herrscht. Eine Nachuntersuchung am Fundorte dieser Sachalinpflanzen hat nun das gar nicht anders zu erwartende Resultat ergeben, „daß hier seinerzeit bei der ersten Aufsammlung Kreide- und Tertiärpflanzen durcheinander gemengt worden sind“. So erklärt sich ganz einfach das Vorkommen von *Nilssonia* in der

HEERschen Pflanzenliste, die aus den Gylikian-Cenomanschichten stammt, aber auch das reichliche Vorkommen der Gattungen *Alnus*, *Betula* usw., wobei nochmals gesagt sei: unter Voraussetzung der richtigen Bestimmung des Materiales. Damit ist es nicht immer am besten bestellt; an dieser Stelle möge nur der beiden von HEER für Sachalin angeführten tropischen Gattungen und Arten *Sterculia* und *Cinnamomum* gedacht werden. Hier genügt nämlich schon HEERs eigener Text und Abbildung als Kritik der Bestimmungssicherheit ohne viel weitere Worte, worauf auch schon NATHORST aufmerksam macht. NATHORST schreibt hierüber: „Es sei bemerkt, daß mit Ausnahme der Nilssonien diese Gattungsbestimmungen wegen des mangelhaften oder fragmentarischen Erhaltungszustandes

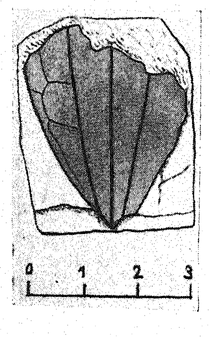


Abb. 1a.

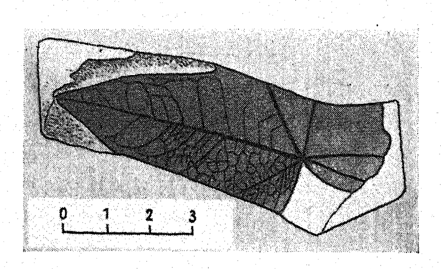


Abb. 1b.

Abb. 1 a) *Cinnamomum Scheuchzeri* aus HEER, l. c. T. XIII/4.
b) *Sterculia Glehniana*, ebendort, T. XII/3.

der Reste sehr unsicher sind, was auch HEER selbst für einige Arten zugibt.“ Und HEER selbst sagt bezüglich des *Cinnamomum Scheuchzeri* aus Sachalin: „Obige Diagnose ist auf die in Öningen häufige Pflanze gegründet; in Sachalin wurde bislang erst das Fig. 4 (unsere Abb. 1a) abgebildete Blattstück gefunden. Es stimmt zwar in der Form mit der Varietät des *Paliurus Colombi* mit elliptischen Blättern überein, unterscheidet sich aber durch die zarten Sekundarnerven, welche in viel weniger spitzigem Winkel auslaufen und in flachen, vom Rande entfernten Bogen verbunden sind. In dieser Beziehung stimmt das Blatt zu *Cinnamomum Scheuchzeri*, ebenso in den drei spitzläufigen, ziemlich starken Hauptnerven und dem ungezahnten Rand. Immerhin müssen zur ganz sicheren Bestimmung noch vollständiger erhaltene Blätter abgewartet werden. Es ist nicht zu ermitteln, ob das Blatt leder-

artig war, wie bei den *Cinnamomum*-Arten." Womöglich noch deutlicher sind HEERs eigene Worte bei der zweiten tropischen Gattung und Art aus Sachalin *Sterculia Glehniana*: „Es ist leider nur ein Blattfetzen erhalten, der aber so wohl in der Lappenbildung als auch in der Nervation zu *Sterculia* paßt, daß er mit großer Wahrscheinlichkeit dieser Gattung zugeteilt werden darf. Er ähnelt der *Sterculia Labrusca* Ung. und *St. vindobonensis* Ett., hat aber 6 Hauptnerven; es hatte daher das Blatt wahrscheinlich neben dem Mittelnerv auf einer Seite 3 und auf der anderen 2 Hauptnerven; der mittlere Hauptnerv ist nicht stärker als die zunächst folgenden seitlichen. Am Grund war das Blatt tief herzförmig ausgerandet; es war wahrscheinlich in 5 oder 6 Lappen gespalten, doch ist nur einer erhalten. Dieser ist am Grund breit und nach vorn allmählich verschmälert und zugespitzt; er ist ganzrandig, und zwar wahrscheinlich durch eine fast rechtwinkelige Bucht von dem folgenden getrennt. Die zarten Sekundarnerven gehen in einem offenen Winkel von dem Hauptnerv ab und sind in starken Bogen verbunden. Die Felder sind mit einem polygonen Netzwerk ausgefüllt." Nimmt man zu dieser „wahrscheinlichen" Bestimmung noch die HEERsche Zeichnung dieses Restes dazu (Abb. 1b), so erhellt wohl ganz von selbst die „Sicherheit" dieser Bestimmung, und das Rätselhafte des „wärmeren" Tertiärklimas von Sachalin ist vollständig entschleiert. Ähnlich verhält es sich mit der *Flabellaria* HEERs aus Grönland. Jedem Botaniker müßte doch ein Blick in HEERs Werk genügen, um ihm zu sagen, daß es sich hier ganz sicherlich nicht um einen Palmenrest handelt. So krasse Mischungen von Tropengattungen mit temperierten Gattungen, wie man auf Grund der Angabe HEERs für das Tertiär Sachalins annehmen müßte, sind also ganz sicher nicht vorhanden gewesen, wenngleich — wie wir noch sehen werden — Mischungen der einzelnen Floren seinerzeit gerade so wie heute vorkamen und vorkommen.

Über die einzelnen tertiären Floren des hohen Nordens kann ich an dieser Stelle noch kein abschließendes Urteil geben, ich will jedoch bemerken, daß sie im allgemeinen einen temperierten Eindruck machen, welcher Auffassung übrigens auch BERRY ist, wozu auch noch das Vorkommen von *Sequoia* und *Taxodium* paßt. Ganz besonders *Sequoia sempervirens* = *S. Langsdorffii* scheint mir eine klimatisch außerordentlich wichtige Pflanze zu sein. Es ist nämlich gar nicht gleichgültig, welche Pflanzen zur Rekonstruktion früherer Klimate herangezogen werden. Vielfach gehören die aus dem Tertiär angeführten Arten großen Gattungen an, „whose

species have a wide range and have become adaptet to a variety of habitats" (BERRY S. 3), die sowohl in den Tropen als auch im gemäßigten Gebiete vorkommen. Klimatologischen Fehlschlüssen ist bei Verwendung solcher Gattungen und Arten selbstredend Tür und Tor geöffnet. Dem gegenüber bieten aber Gattungen und Arten, die, wie z. B. *Sequoia sempervirens*, auf ein ganz bestimmtes Klima eingestellt sind, eine ausgezeichnete Handhabe für eine Klimarekonstruktion.

Die Flora von Grinnelland bei 82 Grad nördlicher Breite wird infolge des Vorkommens von *Sequoia sempervirens* = *S. Langsdorffii* und den anderen temperierten Pflanzen ein Jahresmittel von zumindest 8° C. gehabt haben müssen, während das heutige Jahresmittel dieser Gegend — 20° C beträgt. Das ergibt eine Differenz von 28°. 8° Jahresmittel in unseren Gegenden auf etwa 45 Grad nördlicher Breite liegen von Grinnelland 37 Breitengrade entfernt. Nun ergeben: $28 : 37 = 0{,}75$, d. h. ein Grad Breite entspricht 0,75° C. Logisch durchdacht müßte dann im Äquatorialgebiet — ohne Rücksicht auf alle anderen Verhältnisse — ein Jahresmittel von $0{,}75 \times 82 = 61{,}5 + 8 = 69{,}5^{\circ}$ C, also rund 70° C sein, was allen Tatsachen widerspricht, denn heute liegt das Jahresmittel der Tropen bei 20°—24° C, die heißesten Tage erreichen eine Temperatur von ± 45° C. Ein Jahresmittel von 70° C würde auch jede normal gedeihende Vegetation unmöglich machen, hierüber sind an dieser Stelle wohl auch keine weiteren Worte zu verlieren. Es würde dies auch den paläobotanischen Tatsachen widersprechen, da z. B. die tertiären Floren aus dem Sundagebiet gegenüber den heutigen dortigen Tropenfloren so gut wie gar keine Veränderung aufweisen. Während aber das Sundagebiet seit langer Zeit gleichsam einen Fixpunkt dargestellt zu haben scheint, ist mit der Annahme einer fixen Lage der Länder im nördlichen Polargebiet absolut nichts zu machen.

Die HEERschen miozänen Polarfloren werden heute meistens der Eozänperiode zugewiesen. Es ist daher gewiß erlaubt, in dieser Hinsicht die Angaben anderer Autoren über Eozänfloren heranzuziehen, wobei ich mich ganz besonders auf BERRY stützen möchte, der selbst auch viel von rezenten Floren an Ort und Stelle studieren konnte. Die eozäne JACKSON-Flora im Golfgebiete reicht bis zum 37. Grad nördlicher Breite, die ähnlichste rezente Flora im äußersten Falle, und hier nur unter außerordentlich günstigen Bedingungen, bis zum 26. Grad nördlicher Breite. Das ergibt eine Breitendifferenz von zumindest 11 Grad, wir können

nach obigem aber ruhig eine wesentlich höhere Breitendifferenz annehmen. Diese Breitendifferenz bedeutet für uns, daß das ganze Gebiet im Eozän um die entsprechenden Breitegrade eben südlicher lag als heute, was sich durch eine N-S-Landverschiebung vollzogen hat, durch Bewegungen, wie sie sich nach der WEGENERschen Kontinentalverschiebung auch heute noch vollziehen. Nicht uninteressant ist in dieser Hinsicht ein Hinweis auf eine Angabe O. HEERs, nach welcher für die Schweiz eine Temperaturerhöhung von 9° C nötig sei, um deren Miozänflora erklären zu können. Nach unserer früheren Rechnung entsprechen 9° Temperatur einer Breite von 12 Grad, eine vielleicht doch nicht ganz so zufällige Übereinstimmung zwischen den Angaben HEERs und jenen BERRYs, wie es zuerst scheinen mag. Ich möchte hier aber auf diese Übereinstimmung kein allzu großes Gewicht legen, zumal uns viel schwerwiegendere Argumente für die von uns oben vertretene Auffassung über das Bestehen von Kontinentalverschiebungen zur Verfügung stehen.

Bei allen diesen Fragen spielt die atlantische Schwelle eine große Rolle. WEGENER meint, „daß die Entstehung der Schwelle wohl auf die Zeit zurückzuführen ist, wo die Schollenspalte zwischen Afrika-Europa und Amerika noch enge war. In diesem Stadium wurde die Spalte nach WEGENER von Küstensedimenten, abgesunkenen Randpartien und sialischen Massen angefüllt; dieses Füllmaterial soll dann während des weiteren Verlaufes der Verschiebung „stets in der Mitte" zwischen den Kontinenten beisammen („gesammelt", WEGENER, A., Entstehung der Kontinente, 1922, S. 42) geblieben sein. Da die Schwelle durchgehends in der Mitte des Atlantischen Ozeans verläuft und auch allen Biegungen der Kontinentalschollen folgt, so müßte man natürlich auch annehmen, daß diese Schwelle heute noch an Ort und Stelle ihrer Entstehung steht und nur die Kontinentalschollen nach West und Ost verschoben worden sind oder daß diese Schwelle bei feststehendem Afrika-Europa auch weiter nach Westen verschoben worden ist, wobei sie schließlich auch „stets in der Mitte" zwischen den Kontinenten bleiben konnte. Nun läßt sich gewiß nicht leugnen, daß diese ganze Auffassung über die Entstehung der Schwelle doch einigermaßen unnatürlich und gezwungen anmutet. Die Schwelle macht vielmehr den Eindruck eines stehengebliebenen Horstes, stellt also einen Streifen eines stehengebliebenen Festlandes dar, zu dessen beiden Seiten, gerade so wie von den angrenzenden Küsten Afrika-Europas und Amerikas aus die Meerestiefe langsam zunimmt, bis rechts und links von ihm, oder anders gesagt, parallel

zu ihm und den beiden angrenzenden Kontinentalmassen typische Tiefsee auftritt.

Ich fasse also im Gegensatze zu A. WEGENER diese atlantische Schwelle als eine versunkene „Landbrücke“ auf, die hier kurz als die auch sagenhafte nördliche und südliche Atlantis bezeichnet sei.

Der Einwurf, daß aus geophysikalischen Gründen große Kontinente nicht zum Tiefseeboden werden können, fällt hinweg, da es sich hier erstens einmal nur um einen bloß mehrere Längengrade, also eigentlich schmalen Landstreifen handelt, und zweitens auch dieser Landstreifen nur auf 2000—3000 m Tiefe abgesunken ist, wobei WEGENER selbst Tiefen von 2000 m noch keineswegs als Tiefsee bezeichnet (l. c. S. 14); wir können also bei dieser Auffassung wohl sicherlich auch nicht mit der Lehre von der Isostasie in Widerspruch kommen. Ob das Hochziehen dieser schmalen Atlantis auch zu einem so großen Steigen des Meeresspiegels führen würde, wie es nach WEGENER bei der Landbrückentheorie eintreten müßte, kann wohl bezweifelt werden. Im übrigen: damit im Zusammenhang stehende Schelfbildungen wie auch deren abermalige Trockenlegungen wären aber keineswegs im Widerspruche zu den aus der Erdgeschichte bekannten Tatsachen“ (KUBART, B., Bemerkungen zu A. WEGENERs Verschiebungstheorie, 1926)[1]).

Wie dem nun immer sei, hier muß sich einst etwas Großes abgespielt haben, da wir längs dieser Schwelle von Süd nach Nord eine Reihe von Vulkanen sehen, die an Inseln gekettet sind. Hat sich diese Spalte von Süd nach Nord aufgetan, so sind auch diese Inseln im Süden früher, im Norden später entstanden, von anderen Ländern früher oder später isoliert worden, und es müssen daher Flora und Fauna dieser Inseln hiervon ein untrügliches Zeugnis ablegen, und zwar vor allem bezüglich ihrer Endemismen, aber auch bezüglich ihrer sonstigen Zusammensetzung. Ich verweise in dieser Hinsicht auf meine „Bemerkungen zu A. WEGENERs Verschiebungstheorie“[1]) und begnüge mich hier kurz mit der Angabe, daß z. B. von den indigenen Pflanzen endemisch sind in

St. Helena 61 % Kanaren 43 % Azoren 8 %.

Ähnlich liegen die Verhältnisse hinsichlich der Fauna. Die Anzahl der endemischen Arten ist jeweils in Klammern beigefügt.

Azoren:	Schnecken 71 (33),	Käfer 212 (14),	Landbrutvögel 34 (1)
St. Helena:	„ 27 (27),	„ 60 (43),	„ 1 (1)

Auch das Verhältnis zwischen krautigen Pflanzen und Holzgewächsen kann herangezogen werden. Hier haben wir dann eine

1) GRAZ, bei LEUSCHNER-LUBENSKY.

entgegengesetzt verlaufende Perzentreihe zu erwarten. Nach SINNOT, E. und BAILEY, I. sind unter den indigenen Dikotylen krautig auf St. Helena 37 %, Kanaren 67 %, den Azoren 88 %. Alle diese Zahlen sprechen wohl eine mehr als klare und eindeutige Sprache, und in logischer Folgerichtigkeit finden sich daher dann noch z. B. in Grönland außerordentlich wenige Endemismen (SEWARD) und vornehmlich krautige Pflanzen.

Für uns kann also wohl gar kein Zweifel bestehen, daß sich der Atlantische Ozean von Süd nach Nord aufgespalten hat, und unter diesem Gesichtspunkte finden wir daher auch ohne weiteres z. B. die Erklärung für folgende Sätze von KELLER, G., und SCHLECHTER, R., Monographie und Ikonographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. Berlin-Dahlem, 1926, S. 61: „Es ist mir bisher nicht recht erklärlich geworden, aus welchem Grunde das makaronesische Florengebiet, also die Azoren, Madeira und die Kanaren, verhältnismäßig so arm an Orchideen geblieben sind. Allerdings erheischen die wenigen Arten, welche auf diesen Inseln auftreten, ganz besonderes Interesse, da verschiedene von ihnen wohl als Relikte einer zum großen Teile untergegangenen atlantischen Flora anzusehen sind und Endemismen darstellen, die alle nur eine auffallend lokale Verbreitung haben und zum Teil unter den heute bekannten Vertretern ihrer Geschlechter ganz isoliert stehen."

Ebenso wird uns z. B. auch ohne weiteres eine Karte von BERRY über *Phoenicites* und *Phoenix* verständlich (Abb. 2). Durch die Süd-Nord-Bewegung mußte *Phoenix* in seiner tertiären Verbreitung aussterben, konnte sich aber in der alten Welt erhalten, jedoch infolge der bestehenden und sich noch weiter entwickelnden atlantischen Spalte nicht wieder nach Nord-Amerika gelangen.

Haben wir uns mit dieser Auffassung befreundet, dann spielt das Problem der tertiären Nord-Polarfloren für uns keine Schwierigkeit mehr. Schon vorher haben wir bemerkt, daß in den nördlichen tertiären Polarfloren tropische Elemente, wie vielfach angegeben wurde, nicht vorkommen, daß sie vielmehr durchgehends den Eindruck einer temperierten Flora, wie auch BERRY anführt, erwecken. Eine detaillierte Begründung dieser Auffassung muß jedoch der ausführlichen Bearbeitung vorbehalten bleiben. Hierbei werden aber keineswegs alle dort vorkommenden Pflanzenarten zu dieser klimatologischen Charakterisierung herangezogen werden können, sondern nur solche Typen, die auch heute nur auf ein ganz bestimmtes Klima eingestellt sind, wie auch schon an früherer Stelle bemerkt worden ist.

Unter diesen Gesichtspunkten finden wir im Tertiär die Kontinentalmassen Nord-Amerika-Europa samt Asien noch teilweise zu einem festen Block vereinigt, und die heute zircumpolar liegenden Fundorte der Tertiär-Pflanzen kommen in jene Breitenlagen, die ihnen eben zukommen. Sie werden also alle südlicher liegen als heute. Ihre genaue Festlegung ist allerdings kein so leichtes Beginnen, es dürfte vielleicht niemals möglich sein, dies unbedingt ganz einwandfrei zu lösen, da das Klima irgendeines Ortes von viel zu vielen Faktoren und nicht allein von der

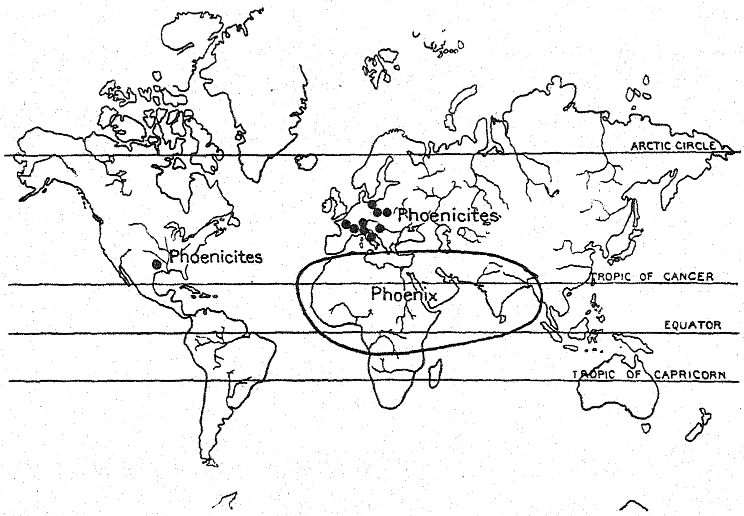


Abb. 2. Die Verbreitung der rezenten Gattung *Phoenix* und der tertiären Gattung *Phoenicites*. Nach BERRY.

geographischen Breitenlage abhängig ist, wenngleich diese hierbei gewiß eine wesentliche Rolle spielt.

Aus unseren Ausführungen ist wohl auch zu entnehmen, daß die Schollen Amerika-Europa-Asien sich nicht allein nur nach Westen und Osten sondern auch nach Nord und Süd und umgekehrt bewegen, mit anderen Worten: irgendein bestimmter Ort in Europa oder Amerika verändert im Laufe der Zeiten nicht nur seine Längen-, sondern auch seine Breitenlage. Worauf diese Bewegungen allerdings zurückzuführen sind, ist heute wohl noch nicht geklärt, gehört auch in das Gebiet der Geophysik und nicht hierher.

Haben aber derartige Breitenänderungen nicht auch für die Florengestaltung noch eine ganz besondere Bedeutung? Es läßt sich dies nicht unschwer an einem Schema überprüfen.

Die Pflanzen 1—6 gedeihen in der Zone A—B (Abb. 2) sehr gut. Diese Zone kommt durch eine Süd-Nord-Bewegung in die Breite B—C, wo jedoch nur die Pflanzen 1, 3 und 5 ihr Fortkommen finden, 2, 4 und 6 aber nicht. Letztere mögen zwar vorerst auch noch dorthin gelangen, sterben jedoch aus, da sie den Klimawechsel, wie überhaupt die ganze über sie hereingebrochene Veränderung, dauernd nicht ertragen. Wir werden dann in der Zone B—C die Pflanzen 1, 3 und 5 finden, aber auch Flüchtlinge aus der Zone C—D (α, β, γ), die bei der Nord-Bewegung ihrer eigenen Heimat nach Süden ausgewichen sind. Türmen sich inzwischen Gebirge auf oder sind querverlaufende Gebirge schon vorhanden, dann entstehen daraus allerdings Hindernisse, die auch diese Flüchtlinge dem Tode weihen. Bieten nun diese Breitenveränderungen, zu denen selbstredend auch noch Längenveränderungen kommen, nicht einen glänzenden Schlüssel für unsere heutige Pflanzenverbreitung oder überhaupt für pflanzengeographische Probleme? Nicht nur, daß so manche auffallende Nord-Süd-Verbreitung einzelner Pflanzen hierdurch sofort verständlich wird — auch das angeführte *Phoenix*beispiel kann gewissermaßen hierher gestellt werden —, sondern auch die Zusammensetzung ganzer Floren, wie z. B. der Alpenflora, läßt sich hiermit mehr als einfach erklären. Pflanzengeographie und Systematik haben nun unzweifelhaft die Aufgabe, zu prüfen, ob auf diesem Wege unsere heutige Pflanzenverbreitung wie auch die floristischen Beziehungen zwischen Europa-Asien-Amerika nicht eine viel leichtere Erklärung finden als durch Pflanzenwanderungen über die Aleuten. Auch E. IRMSCHER[1]), der ohne Bezug auf die Polarfloren zu ganz gleichen Ergebnissen gekommen ist, schreibt am Schlusse seiner Ausführungen: „Statt der bisher angenommenen ruhigen Entwicklung und Stabilität der Vegetation in den während der Eiszeit vom Eis unbedeckten Gebieten gelangten wir zur Erkenntnis eines dauernden Hin- und Herflutens sämtlicher Florengürtel in den Zonen der Polwanderung, also vor allem in Amerika und Europa-Afrika. Ewiger Wechsel, ewiger Kampf führte zu dem Florenmosaik, das uns heute als Entwicklungsprodukt aus einer alten, in den einzelnen Zonen recht gleichmäßig zusammengesetzten Flora entgegentritt.“ Es sind das gegenüber unseren ganz gleiche Gedanken, nur möchte ich es in der Zukunft lieber sehen, daß weder von Polwanderungen noch Polverlagerungen oder Polver-

---

1) IRMSCHER, E., Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. 1922.

schiebungen gesprochen wird, sondern lediglich von Änderungen der geographischen Breite und Länge irgendeines Ortes, da der Nordpol selbst gleich der Erdachse im Zeitenlaufe nur äußerst geringen Verlagerungen unterworfen gewesen ist, während sonst alles Geschehen auf unserer Erde, so auch die gesamte Pflanzenverbreitung, in die zwei kurzen, jedoch altbekannten Worte zusammengefaßt werden kann: *πάντα ῥεῖ.*

Graz, Phytopalaeontologisches Laboratorium der Universität.

43. P. Oksijuk: Zur Blütenbiologie der Zuckerrübe.

(Mit Tafel XII.)

(Eingegangen am 22. Mai 1928. Vorgetragen in der Maisitzung.)

Schon DARWIN (1876) und RIMPAU (1883) hatten das ungleichzeitige Ausreifen beider Geschlechter an ein und derselben Blüte der *Beta vulgaris* festgestellt. VOLKENS (1892) schildert die Blüten der *Beta vulgaris* im männlichen und weiblichen Zustande. FRUWIRTH (1923) beschreibt das Blühen der Rübe folgendermaßen: „Die einzelne Blüte öffnet sich um 8 Uhr des Morgens und bleibt dann offen. . . . . Gleich beim Öffnen wird von den Beuteln Staub entlassen. . . . . Die Narbenlappen sind zu dieser Zeit noch klein, und ihre Spitzen sind aufrecht. Ein bis zwei Tage nach dem Aufblühen erscheinen die Narbenlappen zurückgebogen, dem Fruchtknoten anliegend, haben dann ihre volle Größe erreicht und sind empfangsfähig (Proterandrie)“.

Mit vorstehender Beschreibung stimmen beinahe die Angaben von ARCHIMOWITSCH (1923) und ARTSCHWAGER (1927) überein, und diesen wiederum entsprechen durchaus meine eigenen Beobachtungen in bezug auf Verlauf des Blühens, Reifwerdens der Staubbeutel und des Wachstums der Narbenlappen. Wie dies ja verständlich genug ist, hat sich auf Grund von Beobachtungen dieser Erscheinungen die Überzeugung von der Existenz einer scharf ausgeprägten Proterandrie bei *Beta vulgaris* und der Unmöglichkeit wirklicher Autogamie Bahn gebrochen, da angenommen wurde, daß die Pollenkörner nur am zweiten oder dritten Tage nach dem Öffnen der Blüte auf der Narbe keimen können.

HJALMAR NILSSON (1922—1923) ist dagegen unter Zugrundelegung seiner Versuche mit Isolierung von geöffneten und geschlossenen Blüten zum Schluß gelangt, daß Befruchtung noch vor dem Öffnen der Narbenlappen erfolgen kann, und daß die Proterandrie, „abhängig von den Witterungsverhältnissen, mehr oder weniger ausgeprägt ist und daß Befruchtung schon dann eintritt, wenn fremdes Pollen beim Öffnen der Blüte hineindringen kann“.

ARTSCHWAGER (1927), welcher Pollenschläuche auf Narben mit geöffneten Lappen beobachtet hat, meint, daß „fertilization take place at a time when the stigmatic lobes have fully expanded; that is, a day or more after the pollen is shed and that, therefore, normally self-fertilization does not occur“. Dem vermag ich aber

nicht beizupflichten (OKSIJUK [1927]), denn bei Blüten mit völlig geöffneten Narben, auf denen die Pollenkörner intensiv keimten, konnte ich immer in Samenanlagen Stadien nach der Befruchtung beobachten, zuweilen eine Bildung des Endosperms, oder sogar Embryonen aus mehreren Zellen. Ich war daher der Meinung, daß die Proterandrie bei der Zuckerrübe von manchen Autoren stark übertrieben wird.

DUDOK VAN HEEL (1925) bestreitet völlig die Proterandrie bei *Beta vulgaris*, da er Pollenschläuche auf Narben mit noch geschlossenen Lappen beobachtet hat. Infolge des sehr schnellen Wachstums der Pollenschläuche vollzieht sich, nach der Ansicht dieses Autors, auch die Befruchtung sehr bald nach der Bestäubung. Seine, den Zustand der Eizelle und des Embryosacks nach der Befruchtung illustrierenden Abbildungen (Plaat II, Fig. 2, und Plaat IV, Fig. 1) konnten jedoch eher als Darstellung von Stadien vor der Befruchtung aufgefaßt werden. So ist auf seinem Plaat II, Fig. 2, ein Embryosack „na de bevruchting“ mit noch vollständig ganzem Eiapparat und mit sekundärem Embryosackkern abgebildet, der sich bereits in dem, für Rüben charakteristischen, sich früh entwickelnden, subantipodialen Coekum befindet. Die Antipoden, welche hier eine seitliche Lage, annähernd in der Mitte des Embryosacks, einzunehmen hatten, sind nicht dargestellt (cf. Fig. 2 vorliegender Arbeit). Auf Plaat IV, Fig. 1, ist die „bevruchte eicel met synergiden“ dargestellt. Das Vorhandensein noch nicht degenerierter Synergiden nach der Befruchtung wird auch im Text bestätigt (S. 60): „bevruchte eicel met de twee veel kleinere synergiden, die nog niet gedegenereerd zijn“.

Wiederholt angestellte Beobachtungen an Stadien, die der Befruchtung bei *Beta vulgaris* nahestehen, haben mich davon überzeugt, daß auch hier dieser Prozeß ohne bedeutende Unterschiede vom Befruchtungsvorgang bei der Mehrzahl der sonstigen Pflanzen verläuft. In dem Fruchtknotenhohlraum und in der Mikropyle habe ich vielfach Pollenschläuche beobachtet, und das Eindringen dieser in den Embryosack ist immer mit der Zerstörung einer oder selbst beider Synergiden begleitet. Mit Rücksicht hierauf und in Anbetracht dessen, daß die Angaben DUDOK VAN HEELs, insofern sie sich auf die Befruchtung beziehen, nicht einwandfrei sind, beschloß ich, die ganze Frage der Proterandrie bei *Beta vulgaris* einem eingehenderen Studium zu unterziehen.

Als Material wurde für vorliegende Arbeit die von Prof. W. W. KOLKUNOW in Kiew gezüchtete und durch große Einförmigkeit gekennzeichnete „Rasse“ 7/33 benutzt. Während der am

meisten intensiven Blütenöffnung, nämlich gegen 8 Uhr morgens, wurde, mit einer Genauigkeit bis zu 10 Minuten, der Zeitpunkt des Öffnens jeder einzelnen Blüte verzeichnet. In bestimmten Zeitabständen, dabei stets bei unbedecktem Himmel, wurden die Blüten nach NAWASCHIN fixiert (15 Teile 1 %iger Chromsäure + 4 Teile 40 %iger Lösung von gewöhnlichem Formalin + 1 Teil Eisessig) und nach den üblichen Manipulationen in Paraffin eingebettet. Das ganze Material wurde zwischen dem 7. und dem 15. Juli 1927 gesammelt. Während des Fixierens wurde immer der Blütenzustand, besonders der Narbenlappen, angemerkt, und außerdem wurden die Serien der Mikrotomschnitte aus der ganzen Blüte angefertigt, so daß in jedem Präparat sowohl die Narbe als auch der Fruchtknoten ein und derselben Blüte vorhanden waren.

Das Studium der mikroskopischen Präparate zeigte, daß schon bei Blüten, die sich erst zu öffnen beginnen, ein Embryosack vorhanden ist, der für die Befruchtung völlig bereit ist. Sehr oft bei solchen Blüten, und fast immer 1—2 Stunden nach dem Öffnen, sinkt der sekundäre Embryosackkern unter die Antipoden ins subantipodiale Coekum des Embryosacks. Auf diese Erscheinung habe ich schon früher hingewiesen (OKSIJUK [1927]).

Fast gleichzeitig mit dem Öffnen der Blüten machen sich die Pollen von den Beuteln frei, und 3½ Stunden nach diesem Öffnen sind in der Mehrzahl der Fälle die Staubbeutel bereits leer.

Zwei Stunden nach dem Öffnen der Blüten befanden sich auf vier Präparaten (unter acht) Pollenschläuche auf den Narben, deren Lappen bei Besichtigung der lebenden Blüten durch die Lupe mit zehnfacher Vergrößerung als ganz geschlossen erschienen. In einem dieser Fälle gab es schon recht viele Pollenschläuche. Auf Fig. 1, Tafel XII, sind drei Pollenschläuche dargestellt, die sich nur auf einem Querschnitt der Narbe von 10 μ Dicke befanden. Der recht bedeutende Abstand zwischen den Narbenlappen läßt sich hier dadurch erklären, daß der Schnitt ganz neben der Spitze der Narbe genommen ist, sowie auch wahrscheinlich durch nachfolgendes Auseinanderweichen der Lappen unter dem Einfluß der Fixierung. Alle Embryosäcke dieser Präparate enthielten nicht zugrunde gegangene Eiapparate und befanden sich mithin im Stadium vor der Befruchtung.

3½ Stunden nach dem Öffnen der Blüten wurden an neun von elf Präparaten Pollenschläuche auf den Narben mit noch geschlossenen Lappen vorgefunden. In drei Fällen war Befruchtung schon in den Samenanlagen bereits erfolgt. Obgleich ich bei dieser Arbeit wiederholt Gelegenheit gehabt habe, der Befruchtung sehr

naheliegende Stadien, die alle charakteristische Erscheinungen im Gefolge hatten, zu sehen, so gelangten doch Frühstadien dieses Prozesses leider nie zur Beobachtung. Alles, was ich in dieser Hinsicht gesehen habe, präsentiert sich als unmittelbar der Befruchtung nachfolgende Stadien. Ein derartiger Moment ist auf Fig. 2, Tafel XII abgebildet, die den Embryosack aus einer Blüte, 3½ Stunden nach deren Öffnen, darstellt. Die Trübung der Synergide und die überzähligen Nucleolen im Eizellenkern sowie im sekundären Embryosackkern weisen deutlich darauf hin, daß die Befruchtung sich hier bereits vollzogen hat. Den überzähligen Nucleolus im Eizellenkern dürfte man leicht für den Spermakern halten; doch sehe ich von einer solchen Auslegung ab infolge seiner geringen Größe (cf. Spermakerne in Fig. 3), sowie in Anbetracht dessen, daß der sekundäre Embryosackkern und der andere Spermakern zweifellos miteinander schon verschmolzen sind, was, nach meinen Beobachtungen, an *Beta vulgaris* ein wenig später als die Eizellenbefruchtung vor sich geht.

5—5½ Stunden darauf beginnen die bereits leeren Staubbeutel abzufallen, und die Narbenlappen, auf denen viele Pollenschläuche sich befinden, fangen an merklich auseinanderzuweichen. In fünf Blüten unter zwölf kamen in den Embryosäcken Stadien nach der Befruchtung vor.

Sodann steigt die Anzahl der befruchteten Samenanlagen, und 7 Stunden nach dem Öffnen fanden sich nur in zwei von elf Blüten Embryosäcke vor der Befruchtung. In einem Falle wurde ein überflüssiger Pollenschlauch in dem Fruchtknoten neben der Mikropyle der bereits befruchteten Samenanlage ermittelt.

12 Stunden nach dem Öffnen der Blüten sind die Narbenlappen ziemlich weit geöffnet, aber noch nicht nach außen umgebogen. In sechs Fällen unter acht war in den Samenanlagen die Befruchtung schon erfolgt. In einem der zwei Fälle der Stadien vor der Befruchtung wurde bereits im Fruchtknoten ein Pollenschlauch ausfindig gemacht.

24 Stunden nach dem Öffnen der Blüten sind die Narbenlappen fast ganz geöffnet, und die Massenbildung von Pollenschläuchen dauert auf den Narbenlappen an. In acht von den neun untersuchten Samenanlagen hatte die Befruchtung sich schon vollzogen; der neunte Fall ist auf Fig. 3 abgebildet. Im Pollenschlauchinhalt, der sich in den Embryosack ergossen hat, sind zwei Spermakerne von der für sie charakteristischen Struktur deutlich zu sehen (cf. OKSIJUK [1927], Taf. II, Fig. 9, 10). Der Zustand des Eizellenkerns, der sich gleichsam in der Prophase

der Teilung befindet, läßt jedoch annehmen, daß die Befruchtung hier schon stattgefunden hat, und daß die soeben in den Embryosack eingedrungenen Spermakerne überflüssig sind. Ein derartiges „Spirem" hatte ich wiederholt Gelegenheit bei *Beta vulgaris* im Eizellenkern und in dem sekundären Embryosackkern zu beobachten, und zwar an zweifellos schon befruchteten Embryosäcken (cf. noch Endospermanlage in Fig. 1), obwohl anderseits einige Autoren derartige Spireme vor der Verschmelzung der sexuellen Gameten oder gerade im Moment ihrer Verschmelzung schildern (TISCHLER [1921/1922], SHARP [1926], SCHNARF [1927/1928]).

36 Stunden nach dem Öffnen der Blüten keimen intensiv auf den völlig geöffneten Narbenlappen Pollenschläuche, und in allen Embryosäcken fand man Stadien nach der Befruchtung, wobei vier Präparate unter zehn bereits zweizellige Proembryonen aufwiesen.

50 bis 56 Stunden nach dem Öffnen der Blüten beginnen mitunter die Narbenlappen zu verwelken; sehr häufig bleiben sie aber noch ganz frisch und tragen dann zahlreiche Pollenschläuche (Fig. 4). In den Embryosäcken wurden hier jedoch bloß aus vier oder mehr Zellen bestehende Proembryonen angetroffen (Fig. 5).

An der Hand dieser Beobachtungen läßt sich die Proterandrie bei dem untersuchten Material mit aller Bestimmtheit bestreiten. Auch unterliegt es keinem Zweifel, daß das Ausbleiben von Proterandrie bei der Zuckerrübe äußerst häufig ist; aber nur zahlreiche Beobachtungen könnten die Gewißheit eines totalen Fehlens der Proterandrie bei allen Rassen der Art *Beta vulgaris* schaffen. Die irrtümliche Anschauung betreffs des Vorhandenseins einer stark ausgesprochenen Proterandrie bei der Zuckerrübe hatte seinen Grund in dem merkwürdigen Fehlen einer Übereinstimmung des äußeren Zustandes der Narbe und ihrer physiologischen Eigenschaften (der Fähigkeit der Pollenaufnahme) einerseits und des Zustandes des Embryosackes anderseits. Wohl vermag der Pollen auf einer Narbe zu keimen, deren Lappen noch nicht geöffnet sind und bei äußerlicher Besichtigung völlig unreif erscheinen. Demgegenüber erweist sich aber das intensivste Keimen der Pollenschläuche auf völlig entwickelter Narbe als überflüssig, weil im Embryosack um diese Zeit die Entwicklung des Proembryos einsetzt.

Botanisches Museum der Ukrainischen Akademie der Wissenschaften, Kiew.

Literatur.

ARCHIMOWITSCH, A. S. (1923): Beobachtungen über die Biologie der Blüte von Zuckerrüben. Kiew. (Russisch mit deutscher Zusammenfassung.)

ARTSCHWAGER, E. (1927): Development of flowers and seed in the sugar beet. Jurnal of Agricultural Research, Vol. 34, No. 1.
DUDOK VAN HEEL, J. P. (1925): Onderzoekingen over de ontwikkeling van de anthere, van den zaadknop en van het zaad bij *Beta vulgaris* L. Diss. Delft.
FRUWIRTH, C. (1923): Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung, Bd. IV, 4. Aufl. Berlin.
HJALMAR NILSSON, N. (1922—1923): Praktisk betförädling enligt nyare linier på Svalöf. I. Sätrick ur Sveriges Utsädesförenings Tidskrift 1922. Häfte 5 och 1923, Häfte 2.
OKSIJUK, P. (1927): Entwicklungsgeschichte der Zuckerrübe (*Beta vulgaris*). Bulletin du Jardin Botanique de Kieff, Livr. V.—VI. (Ukrainisch mit deutscher Zusammenfassung.)
SCHNARF, K. (1927—1928): Embryologie der Angiospermen. Berlin.
SHARP, L. W. (1926): An introduction to cytology. New York, London.
TISCHLER, G. (1921—1922): Allgemeine Pflanzenkaryologie. Berlin.
VOLKENS, G. (1892): Chenopodiaceae in ENGLER-PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien, III. Teil, 1. Abt. a.

Figurenerklärung zu Tafel XII.

Fig. 1. Querschnitt durch den oberen Teil der Narbe 2 Stunden nach der Blütenöffnung. 135 ×.

Fig. 2. Embryosack nach der Befruchtung 3½ Stunden nach der Blütenöffnung. 1155 ×.

Fig. 3. Etwas schräger Schnitt durch den oberen Teil des Embryosacks. Eizellenkern in dem Spirem. Im Pollenschlauchinhalt, der sich im Embryosack ergossen hat, sind zwei Spermakerne sichtbar. 1155 ×.

Fig. 4. Schnitt durch einen Narbenlappen 50 Stunden nach der Blütenöffnung. 135 ×.

Fig. 5. Proembryo aus derselben Blüte. 845 ×.

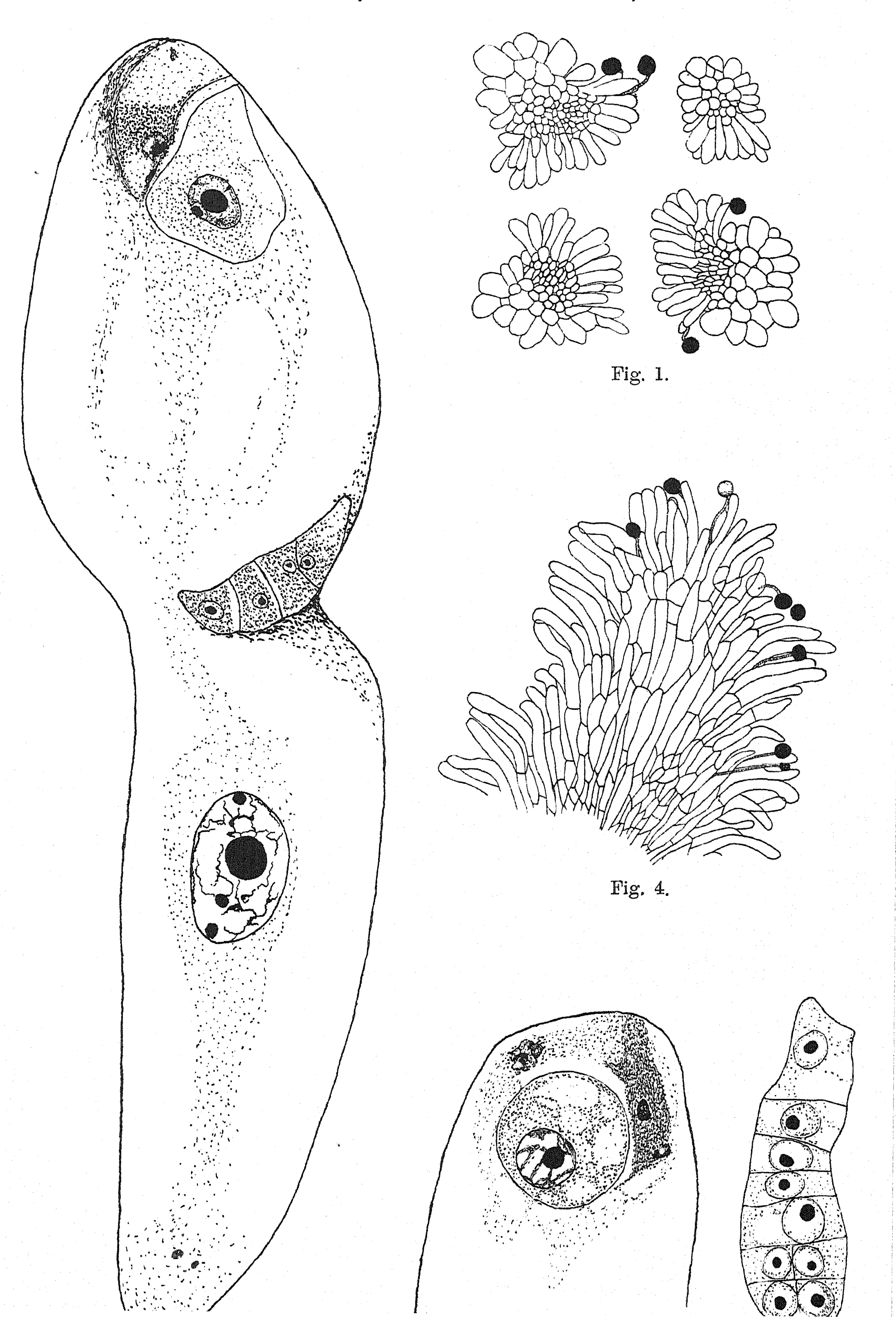
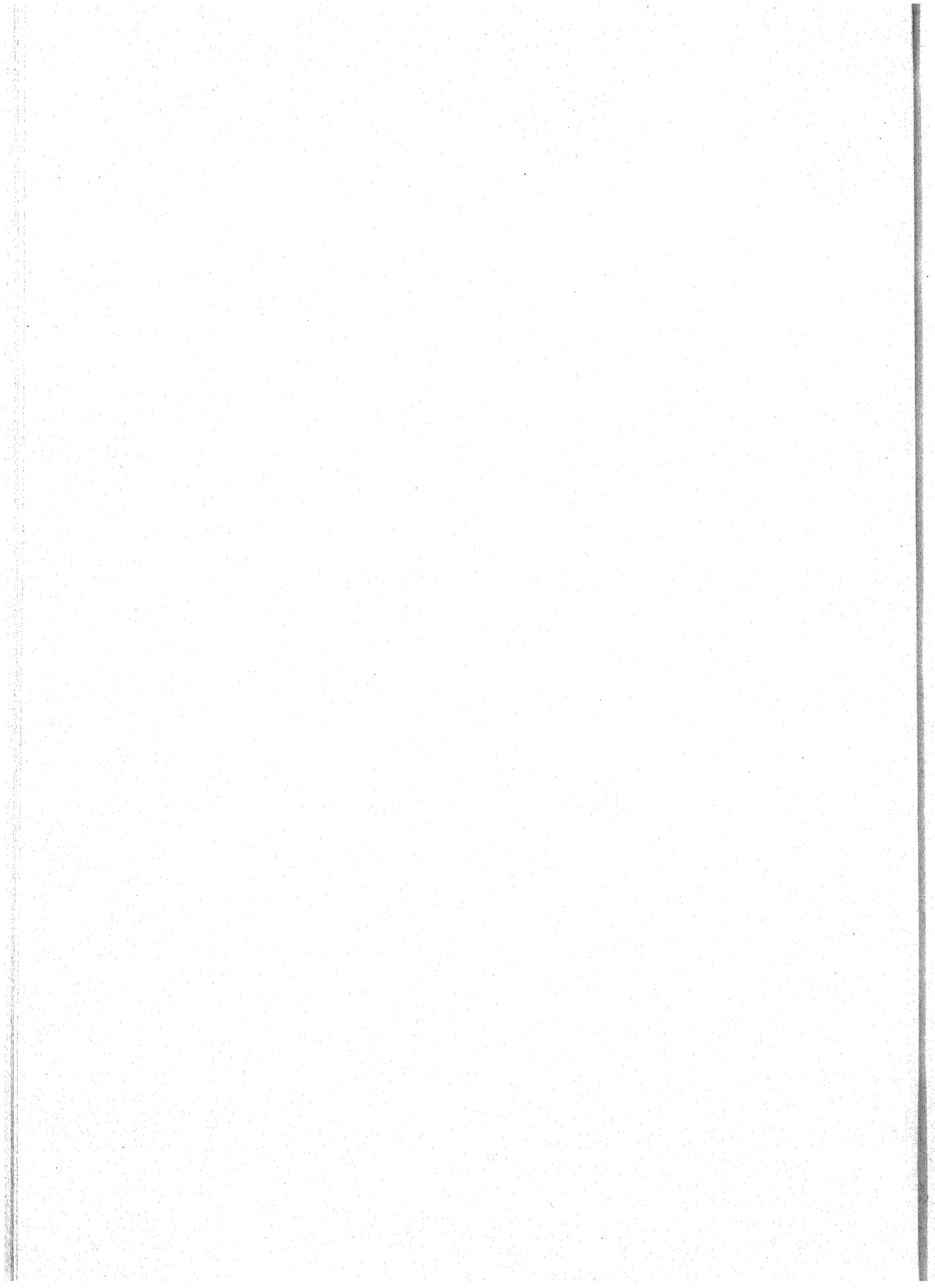


Fig. 1.

Fig. 4.



Tropenstipendium für reichsdeutsche Botaniker.

Bewerbungen um das Tropenstipendium für 1929 sind ***bis spätestens 1. Febr. 1929*** *an den Unterzeichneten zu richten. Das Stipendium im Betrage von* ***6000 Mk.*** *ist für* ***Forschungs-*** *(nicht aber für Sammel-) Reisen nach den Tropen bestimmt. Bewerbungen, die schon früher eingereicht wurden, werden nur dann als für 1929 gültig betrachtet, wenn das besonders mitgeteilt wird.*

München, im Oktober 1928 ***K. Goebel.***
Menzingerstr. 15

Diesem Hefte liegt ein Zettel nebst 2 Briefumschlägen für die Wahl des Präsidenten und des Ausschusses bei. Umgehende Rücksendung wird erbeten.

Das 1. Generalversammlungsheft für 1928 ist am 29. September d. J. ausgegeben und allen Mitgliedern zugeschickt worden.

Sitzung vom 27. Juli 1928.

Vorsitzender: Herr L. DIELS.

Der Vorsitzende teilt mit, daß zwei Mitglieder der Gesellschaft durch den Tod entrissen worden sind, Herr

Dr. Wilhelm Wächter,

der lange Jahre hindurch, bis zum Jahre 1921, die Geschäfte des Sekretärs der Gesellschaft geführt hat und in **München** nach längerem Leiden am 26. Juni d. J. im 59. Jahre seines Lebens verschieden ist; und das korrespondierende Mitglied Herr

Dr. Jinzo Matsumura,

Professor an der Universität und Direktor des Botanischen Gartens in **Tokyo**, der am 4. Mai 1928 im Alter von 73 Jahren verstarb.

Zu Ehren der Dahingegangenen erheben sich die Anwesenden von ihren Plätzen.

Der Vorsitzende verliest die Glückwunschadresse, die er im Namen der Deutschen Botanischen Gesellschaft an unser Mitglied Herrn Geh. Regierungsrat Professor Dr. FERDINAND PAX in Breslau anläßlich seines 70. Geburtstages am 26. Juli d. J. gerichtet hat; das Schreiben hat folgenden Wortlaut:

Hochverehrter Herr Geheimrat!

An dem Tage Ihres siebzigsten Geburtstages nimmt unsere Gesellschaft freudigsten Anlaß, Ihrer in besonderem Maße zu gedenken und zu seiner Feier Ihnen die wärmsten Glückwünsche darzubringen.

Außergewöhnlich frühzeitig beschäftigten Sie sich mit unserer Wissenschaft, indem Sie, auf eingehende Kenntnis der Pflanzendecke des Riesengebirges gestützt, Ihre Erstlingsarbeit über die Flora des Rehorn veröffentlichten, nachdem schon V. NÄGELI und PETER eine von Ihnen entdeckte schlesische *Hieracium*form nach Ihnen benannt hatten, um Sie, den damaligen Realschüler in Landeshut i. Schl., zu ehren.

Wenn Sie später sich für den praktischen Schuldienst vorbereiteten, um in Kiel als Probekandidat zu wirken, so hat dieser Lebensabschnitt vielleicht die pädagogischen Fähigkeiten mit entwickeln helfen, die Ihre Tätigkeit als akademischer Lehrer so hervorragend kennzeichnen. Wir dürfen uns nur freuen, daß dieser Abschnitt zeitlich enger begrenzt geblieben ist; war doch damit Ihr Streben seither ausschließlich auf die botanische Forschung gerichtet.

Ihre großen Verdienste auf diesem Gebiete liegen klar vor aller Augen, und wir möchten da zunächst auf die meisterhaften monographischen Bearbeitungen zahlreicher, wichtiger Pflanzenfamilien in den „Natürlichen Pflanzenfamilien“ und im „Pflanzenreich“ hinweisen. Namentlich sind es die Euphorbiaceen gewesen, in deren Naturgeschichte Sie sich vertieften. Man muß schon auf MÜLLER-Aargau zurückgehen, um eine vergleichbare Behandlung dieses gegen damals außerordentlich umfassender gewordenen Themas zu finden.

Ihren Erfolgen als Monograph stehen jedoch diejenigen als Pflanzengeograph in keinem Punkte nach. Eine Ihrer Lebens- und Lieblingsaufgaben bildete die botanische Erforschung der Karpathengebiete, die nach jahrzehntelanger, mühsamer Arbeit den Abschluß in einem zweibändigen Werke fand. In „Schlesiens Pflanzenwelt, eine pflanzengeographische Schilderung der Provinz“ liegt ein lebendiges und mit warmer Heimatliebe geschriebenes

Buch vor, wie es kaum eine andere Provinz unseres Vaterlandes aufzuweisen hat. Im Weltkriege waren Sie sodann als Mitglied der Landeskundlichen Kommission beim Generalgouvernement der besetzten Gebiete Polens und Rumäniens pflanzengeographisch tätig und konnten die deutsche Wissenschaft um zwei großzügige pflanzengeographische Werke bereichern.

Wir müssen es uns versagen, in diesem Zusammenhange allen Etappen Ihres gesegneten Forscherlebens die gebührende Berücksichtigung widerfahren zu lassen, möchten aber doch noch betonen, in welch hohem Maße die Morphologie der Pflanzen, sowie die Kenntnis der fossilen und prähistorischen Flora durch Ihre Arbeiten Förderung erfahren hat.

In Dankbarkeit gedenken Ihrer am heutigen Tage zahlreiche Schüler und in Hochschätzung und Verehrung Kollegen und Freunde, die am allerbesten wissen, daß Ihr eiserner Fleiß, Ihr scharfer Blick noch lebendig und rege sind und uns weitere Gaben der Wissenschaft bescheren werden.

Für Ihre Wirksamkeit im Rahmen unserer Gesellschaft, deren Berichte des öfteren wertvolle Beiträge aus Ihrer Feder bringen konnten, und für Ihre Tätigkeit als ihr Präsident während der Amtsperiode 1920 schulden wir Ihnen steten Dank.

Im Namen des Vorstandes
der Deutschen Botanischen Gesellschaft
(gez.) L. DIELS.

Als neue Mitglieder werden vorgeschlagen:

Anders, Josef, Schuldirektor i. R. in **Böhmisch-Leipa** (Böhmen), Parkstr. (durch A. PASCHER und E. BACHMANN),

Arbeláez, Dr. **Enrique Pérez** aus **Kolumbien,** z. Zt. in **München,** Botanisches Institut, Menzinger Str. 13 (durch K. v. GOEBEL und W. KUPPER),

Hüttig, Dr. **Carl,** Diplom-Landwirt, wissensch. Hilfsarbeiter am Bakteriolog. Institut der Preuß. Versuchs- und Forschungsanstalt für Milchwirtschaft in **Kiel,** Gutenbergstr. 62 (durch WERNER CHRISTIANSEN und G. TISCHLER),

Kuhn, Dr. **Eckhard,** Assistent am Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in **Berlin-Dahlem** (durch C. CORRENS und HANS WINKLER),

Schulze, Dr. **Bruno,** Wissenschaftl. Hilfsarbeiter am Materialprüfungsamt in **Berlin-Charlottenburg,** Schillerstr. 80, II (durch P. METZNER und F. HERRIG).

Zu ordentlichen Mitgliedern werden ernannt:

Klemm, Frl. **Elisabeth**, Volontärassistentin in **Gießen**,
Kugler, Dr. **Hans**, Assistent in **Gießen**,
Merjanian, A., Professor in **Krasnodar** (Nordkaukasus).

Herr A. BLOCHWITZ demonstrierte an einer weiteren langen Reihe von Kulturen die Gesetze der Perithecien- und Sclerotienbildung: 1. P. und Scl. werden korrelativ gebildet, wo die Bildung von Conidienträgern aus irgendwelchem Grunde behindert oder beeinträchtigt ist; 2. die Bildung von P. und Scl. ist in erster Linie abhängig von der individuellen Neigung des betr. Stammes; sie variiert bei einer und derselben Art von 0 bis ∞, d. h. bis zu fast völligem Fehlen der Conidienträger; 3. die Bildung von P. und Scl. ist proportional der Temperatur (außer bei *A. glaucus*) und Feuchtigkeit. Ferner wurden die recht bizarren EIDAMschen Blasen von *A. ustus* Thom vorgelegt, die S-förmig, wurstförmig, ringelschwanzförmig und sonstwie gekrümmt sind.

Mitteilungen.

44. G. Lopriore: Die Katalase-Reaktion und die Biologie des Pollens.

(Eingegangen am 26. April 1928. Vorgetragen in der Maisitzung.)

Das Vorkommen von Enzymen, die Wasserstoffsuperoxyd spalten, wurde zuerst von LOEW allgemein erkannt, der das Ferment Katalase benannte. Nach CZAPEK fehlt die Katalase vielleicht keiner lebenden Zelle, jedoch haben sich bisher nur wenige Anhaltspunkte für eine Theorie der physiologischen Bedeutung dieses Fermentes ergeben. Noch erwünschter wäre es, Anhaltspunkte für eine Theorie der biologischen Bedeutung der Katalase zu finden und sie für den wichtigen Vorgang der Befruchtung zu benutzen.

Reifer, pulveriger Pollen ergibt bei Berührung mit Wasserstoffsuperoxyd eine starke Blasenentwicklung, die von der Befreiung des Sauerstoffes durch die Katalase herrührt. Bei jungen Staubgefäßen tritt diese Reaktion nur längs der Dehiscenzlinien in Form kleiner Blasen auf. Bei reifen dehiscierten Staubgefäßen löst Wasserstoffsuperoxyd die Pollenmasse in kleinere Gruppen oder gar in einzelne Körner auf, indem große Blasen entstehen, die die Körner auseinandertreiben und sie in ein- oder vielfachen Perlschnüren aneinanderreihen. Es entstehen auch eigentümliche Aneinanderreihungen von Pollenkörnern und Sauerstoffblasen, die wie das Aerenchym einer Wasserpflanze aussehen.

Die Reaktion des Pollens wird nur dann verständlich, wenn dieser auf die Narbe gelangt, seine Hauptfunktion im Befruchtungsvorgang ausübt. Denn es hat sich gezeigt, daß die Reaktion an der Narbe genau wie beim Pollen vor sich geht, und zwar in um so ausgeprägterer Weise, je reifer, d. h. je empfängnisfähiger sie ist. Eine gleichsinnige Reaktion findet nur bei homogamen, d. h. bei gleichzeitig geschlechtsreifen Sexualorganen statt.

Wo keine Synchronie in der Reaktion der Sexualorgane mit dem Wasserstoffsuperoxyd stattfindet, besteht zwischen letzteren keine Homogamie. Die Reaktion hat als solche einen diagnostischen Wert, um die Gegenwart von Pollen dort zu erkennen, wo er sonst

nicht erkennbar ist, so z. B., wo er in Form von Klümpchen oder von „Vermicelli" (DELPINO) aus den Antheren heraustritt, und seine Farbe von der des Substrates nicht zu unterscheiden ist. Die Bildung leuchtender perlenartiger Sauerstoffblasen an diesen Teilen offenbart die sonst nicht kenntlichen Stellen. Die sog. Reife-reaktion kommt dadurch besser zum Vorschein.

Ausnahmen dieser allgemeinen Ergebnisse fanden sich nicht. Letztere bestätigten vielmehr die allgemeine Regel der Sauerstoffreaktion auf Katalase mit Hinweis auf die Proterandrie resp. auf die Proterogynie.

Die Wasserstoffsuperoxydwirkung ist auch dadurch wichtig, daß sie die Pollenmasse lockert und die Körner isoliert. Eine derartige Disgregation führt nach DELPINO zur Monospermie bei den anemophilen Pflanzen (Gymnospermen, Amentaceen, Gramineen), während die Polyspermie meist eine Folge der Vereinigung der Pollenkörner zu Tetraden ist.

Andererseits vermag Wasserstoffsuperoxyd die Dehiscenz der Staubgefäße zustande zu bringen. Nach DELPINO gilt als Allgemeingesetz, daß die Dehiscenz, d. h. die Abgabe des Pollens seitens der Staubgefäße, eine unmittelbare ist, wenn der Befruchtungsvorgang bald darauf geschieht. Ist aber die Pollenabgabe eine mittelbare, dann erfolgt die Dehiscenz erst später, d. h. wenn die Narbe reif ist. Die mittelbare Dehiscenz der Staubgefäße geschieht z. B., wenn die Ablagerung des ausgetretenen Pollens in Form von Klümpchen oder von „Vermicelli" auf anderen Organen als auf der Narbe geschieht, so z. B. bei *Yucca* auf den Tepalen oder bei einigen Schmetterlingsblütlern auf den Kronenblättern.

Mit einzelnen Pollenkörnern, die durch ihre Wand geschützt werden und außer den Keimporen keine Diskontinuität in derselben aufweisen, vermag Wasserstoffsuperoxyd beim Eindringen eine regelmäßige Entwicklung von molekularem Sauerstoff zustande-zubringen, der zum qualitativen und quantitativen Nachweis der Hydroperoxydspaltung und der Katalasewirkung dienen kann.

LAKON hat bei seinen Versuchen mit *Elodea canadensis* in H_2O_2 Sauerstoffblasen aus der Schnittfläche aufsteigen sehen, und zwar wie bei der Kohlensäureassimilation, mit dem Unterschied, daß beim Katalaseversuch die Blasenentwicklung eine außerordentlich stürmische ist und sich nur bei sehr starker Verdünnung der Wasserstoffsuperoxydlösung auf die Intensität lebhafter Assimilation herabdrücken läßt.

Pollenkörner enthalten im Vergleich zu Staubgefäßen und Staubfäden kein Luftsystem oder höchstens wenig Luft, können

folglich aus der Spaltung der Katalase entstehenden molekularen Sauerstoff nicht ansammeln. Dieser entwickelt sich daher langsam, so wie er entsteht, und kann sich tagelang gleichmäßig weiter entwickeln, wenn nur verdünntes Wasserstoffsuperoxyd nach Bedarf zugesetzt wird.

LIDFORS hat diese Reaktion der Sauerstoffentwicklung übersehen. Nach Behandlung mit alkoholischer Guajaklösung und Wasserstoffsuperoxyd nahmen Griffel und Narbe von *Narcissus Tazetta* eine äußerst intensive Blaufärbung an, „die wohl wenigstens teilweise durch Diastase hervorgerufen wird".

Neuerdings hat JULIA PATON die Reaktion bei 18 verschiedenen Pollenarten aufgefunden und sie als einen Gärungsvorgang aufgefaßt. H_2O_2 diente einfach als Indikator der Katalase mittels eines Gärrohres.

Es war besonders wichtig, das Verhalten ausländischer Arten zu verfolgen, denn sie zeigen unter anderen klimatischen Verhältnissen, namentlich aber bei Mangel an Blütenbesuchern, besondere Anpassungen ihrer Blüten zur Befruchtung. Wenn auch die Mitwirkung geeigneter Pronuben fehlt, bleibt doch die auffallende Schaustellung der Blüten durch Massenverbände, durch die Entwicklung von mächtigen Blütenschäften, durch die schöne Farbe der Krone, des Kelches, der Deckblätter nicht aus.

Die verschiedenen von mir beobachteten Fälle werden hier unter der Protandrie und Protogynie resp. unter der Adynamandrie gruppiert. Andere Fälle lassen sich in keiner dieser Gruppen unterbringen und werden gerade von Pflanzen vertreten, die, erst jetzt eingeführt, noch keine Samen bei uns reifen. So wäre *Bignonia radicans* nach DELPINO eine adynamandrische Art. Da sie aber keine Samen reift, so ist ihr Verhalten dem der echt adynamandrischen Pflanzen nicht gleich. Ebenfalls reagieren *Bougainvillea spectabilis* und *Glycine sinensis* in ihren Sexualorganen lebhaft mit H_2O_2 und bilden keine Samen. Sie sind daher nicht unter den adynamandrischen einzustellen.

Mehrere dieser Fälle wurden erst experimentell festgestellt, dann durch literarische Nachprüfung bestätigt.

Andere Arten, die durch Anwesenheit von Kleber oder Viscin die Pollenmasse klebrig machen und sich dadurch von den oben angegebenen Arten völlig unterscheiden, werden hier nur kurz angedeutet.

Die Fähigkeit des Pollens, in verdünntem H_2O_2 nicht nur zu reagieren, sondern auch zu keimen, ist in der Praxis sehr wichtig, indem H_2O_2 zur künstlichen Hybridation von Nutzen sein kann.

Die Keimfähigkeit in H_2O_2, nachdem sie gelegentlich bei verschiedenen Arten beobachtet worden war, wurde besonders bei *Camellia japonica* f. *simplex* verfolgt, und zwar mit dem eigentümlichen Resultat, daß die Keimung nicht nur in Gegenwart von verd. H_2O_2, sondern auch von verdünntem, zum Aufbewahren von mikroskopischen Präparaten gebräuchlichen Glycerin erfolgte. Letzteres diente dazu, das Präparat nicht austrocknen zu lassen.

Im Gegensatz zur Wirkung mancher anderer Substrate auf die Keimung des Pollens war die Keimung in H_2O_2 + Glycerin sehr reichlich, ohne die besonderen Hemmungsdeformationen, durch welche die Keimschläuche warzenartig erscheinen. Letztere können zwar an der Spitze keulenartig anschwellen, ohne aber zu platzen oder gar bei sistiertem Längswachstum des Hauptastes Seitenäste oder neue Sprosse aus dem Korn selbst zu treiben.

Proterandrische Arten.

Labiaten-Typus. — Diesem Typus gehören nach DELPINO vor allem *Acanthus mollis* und *A. spinosus* an, von denen die erste Art in reifem Zustand, die zweite in jüngerem zur Untersuchung gelangten. Bei beiden Arten reagiert der Pollen sehr intensiv, wenn er aus den bürstenförmigen Antheren befreit ist.

Das Gynöceum des *A. spinosus* kann ganz freigelegt werden und wegen seines reichen Nektarinhaltes auf der Basis mehrere Wochen wie mit Wachs befestigt auf Glas stehen bleiben. Der Griffel reagiert intensiv mit H_2O_2, und zwar von der Basis bis zum Scheitel, wo die Narbe die zwei Lappen auseinanderspreizt, als ob sie den Pollen fangen sollten. Die Reaktion tritt erst in der 3. Woche ein, und zwar in Form kleiner einzelner Blasen, die an der inneren resp. der oberen Seite der Lappen erscheinen. Offenbar reifen letztere sehr langsam, jedoch verliert der Pollen bis dahin seine Reaktionsfähigkeit nicht. Trotz der langen Reifezeit ist eine Befruchtung immer möglich.

Die Art ist eine echt entomophile. Der Labiatentypus drückt sich nicht nur im Bau der Krone, sondern auch im oberen Sepalum und z. T. in den eigentümlichen S-förmigen Filamenten aus. Die Bombi als Befruchtungsvermittler versenken sich in die Röhre so tief, daß sie ganz verschwinden. Beim Herauskommen wird ihnen jedoch der Pollen durch die oben genannten Narbenlappen zum guten Teil abgenommen.

Die H_2O_2-Reaktion tritt also nacheinander nicht nur am Pollen und an der Narbe, sondern auch an anderen biologisch wichtigen Teilen auf und dauert so lange, wie die Funktion es nötig macht.

Agave mexicana. — Im Sommer 1927 sind in Italien viele Agaven infolge der großen Hitze zum Blühen gekommen. Die große kandelaberartige Staude trug eine Menge Blüten, die nach Sonnenaufgang den ganzen Tag von einer Unzahl Vespa Crabro-Exemplaren besucht wurden. Der Pollen reagierte lebhaft nach seinem Freiwerden und seiner Ablagerung auf den Tepalen, und zwar während 24—48 Stunden bei sorgfältigem Zusatz von verdünntem H_2O_2. Die Mechanik der O-Ausscheidung wurde zuerst bei diesen Pollen verfolgt.

Die Narbe reagierte nicht, wohl aber der Griffel mit allerdings seltenen O-Blasen. Trotz der unzähligen Wespen fielen die Ovarien ab, ohne befruchtet zu werden, während die Staubbeutel lange an den Staubfäden haften blieben.

Am Kap, wo die Agave naturalisiert ist, erfolgt die Befruchtung durch *Nectarinia formosa* und *N. chalibaea*; in Ekuador dagegen durch *Patagona gigas*. Demnach würde die Agave eine ornithophile, keine entomophile Art sein. Das Fehlen von Nektarinien erklärt bei uns auch das Fehlen von Samen.

Canna indica. — Reagiert sehr intensiv, sowohl in den befreiten Pollenmassen und in den Staubgefäßen als auch, und in höherem Grad, in der Stylarlamelle des Gynöceums, die ihre O-Blasen wie Funken einer Elektrisiermaschine regelmäßig frei macht. Das hier auftretende Staminod reagiert ebenfalls sehr lebhaft.

Die große Reaktionsfähigkeit beider Sexualorgane hat gewiß zu dem großen Bastardierungsgemisch dieser zahlreichen Arten geführt, die ihre Stammform (*Canna indica*) nicht in Indien, sondern in Südamerika besitzen.

Anstatt auf Narbenpapillen lagert sich der Pollen unmittelbar auf die Stylarlamelle auf, deren peripherische Zellen gerade so lebhaft wie sonst die Narbenpapillen reagieren.

Limodorum abortivum. — Diese Art mit der verwandten *L. falcatum* zeichnet sich durch einen langen Sporn aus, der mit H_2O_2 besser reagiert als die anderen Blütenteile und durch Wunden und Risse massenhaft Sauerstoff entwickelt.

Proterogynische Arten.

Diese gelangten nur selten zur Beobachtung. Ein schönes Beispiel liefert das Geisblatt *Lonicera canescens*, dessen Narbe besser als bei den proterandrischen Arten reagiert, und zwar aus dem Grunde, weil sie mit Pollen nicht besetzt ist und durch diesen die Reaktion nicht verdeckt wird.

Reifer Pollen reagiert intensiv. Wie der Griffel, so reagieren auch die Staubfäden an der von Haaren bedeckten Strecke.

Nicotiana rustica verhält sich ähnlich wie *Fuchsia coccinea*, *F. cordifolia* und *F. decussata*. Die Sexualorgane reagieren mit H_2O_2 überhaupt nicht, solange sie unreif bleiben. Werden sie reif, so reagieren sie auch lebhaft — besonders die Narbe, wenn sie mit Pollen behaftet ist —, was eine frühere Reife der Narbe im Vergleich zum Pollen zeigt. Die Staubgefäße reifen nur langsam und reagieren nur längs der Dehiscenzlinien mit spärlichen Sauerstoffblasen. Katalase würde sich also nur bei voller Reife der sexualen Organe bilden.

Adynamandrische Arten.

Bei zwitterigen Phanerogamenblüten vermag der Pollen die homoklinen Narben zu befruchten. Es gibt jedoch Ausnahmen bei allen jenen Pflanzen, in welchen der Pollen die homokline Narbe nicht zu befruchten vermag und seine Tätigkeit nur auf der Narbe anderer Individuen äußert.

Derartig sich verhaltende Pflanzen wurden von DELPINO adynamandre benannt.

Unter diesen ist *Trifolium pratense* durch die originellen Beobachtungen DARWINs bekanntgeworden.

Die diadelphischen Staubfäden reagieren mit H_2O_2 sehr energisch, sowohl im einzigen freien Staubfaden als auch im Bündel der übrigen neun, deren monoadelphische Röhre eine Menge Sauerstoffblasen frei werden läßt.

Vom Gynöceum reagiert der Fruchtknoten besonders an der Basis, nicht längs des Griffels, der sehr dünn ist und in einer kleinen Narbe endet.

Vergleicht man den Grad der Reaktion zwischen Andröceum und Gynöceum, so ist er im ersteren bedeutend größer als im letzteren. Auch in trockenen Filamenten ist die Reaktion intensiv, im Fruchtknoten aber kaum merklich.

Genista-Arten. — Unter diesen wird *Genista pilosa* als adynamandre von DELPINO angegeben. Da mir frische Blütenexemplare dieser in Norditalien wachsenden Art nicht zur Verfügung standen, so benutzte ich alte (ca. 100 Jahre) Exemplare des Herbars PETAGNAs, die keine Hülsen, sondern nur trockne Blüten besaßen, aus denen Griffel und Narben austraten. Letztere reagierten deutlich mit H_2O_2.

Andere Genisteen, wie *Cytisus scoparius* und *C. monspessulanus*, reifen meist viele Hülsen. Dementsprechend reagieren Pollen und Narbe mit H_2O_2 sehr intensiv.

Vermeintliche adynamandre Arten.

Glycine sinensis. — Diese schöne Zierpflanze der Lauben und Laubengänge Süditaliens zeigt bei H_2O_2-Anwendung auf Pollen einen wichtigen Vorgang, indem aus den Staubgefäßen vier polsterartige, paarweise A-förmig gebundene Pollenmassen austreten, die ihren Pollen nicht weiter disgregieren. Ein solcher Umstand kann vielleicht als Ursache der Sterilität angesehen werden, da nur sehr selten eine Hülse reift.

Die freien, dem Bündel nicht angehörenden Staubgefäße reagieren gewöhnlich intensiver als die übrigen neun zu dem Bündel gehörenden, was vergleichsweise H_2O_2 mit annähernder Bestimmtheit anzeigt. Der Zusatz von Alkohol oder Äther zu den so behandelten Pollenpolstern zeigt das Vorhandensein von gelben, fetten Ölkugeln, die gewiß die Körner zusammenhalten, sie aber zerteilen, wenn sie sich in Äther lösen.

Beim reichlichen Blütenfall bleiben die jungen Hülsen unverändert. Die Haare der Rückseite zeigen bei der Behandlung mit H_2O_2 keine O-Blasen, wohl aber die Papillen der Narben. Die Reaktion tritt also nur am Scheitel und an der Basis der Hülse auf, wo infolge von Rissen Sauerstoff heraustritt. An der zwischenliegenden dichtbehaarten Strecke tritt keine Reaktion auf, wenn nicht durch dazwischengefallene Pollenkörner hervorgerufen.

Bougainvillea spectabilis Willd. — Ist eine als Zierde der Gärten und Wände sehr bekannte und verbreitete Nyctaginee. Die Pracht der Wände wird nicht durch die unscheinbaren zierlichen Blüten, sondern durch die hellvioletten Bracteen, die längere Zeit Farbe und Frische beibehalten, bedingt. Der Pollen reagiert lebhaft mit H_2O_2.

Sowohl frische als auch trockne Staubgefäße reagieren deutlich mit H_2O_2.

Ipomoea purpurea. — Die Staubblätter reagieren lebhaft mit H_2O_2, nicht aber so die Narbe mit ihren kurzen zylindrischen Papillen, die nur dann reagieren, wenn sie mit Pollenkörnern behaftet sind. Diese haften wegen ihrer feinstacheligen Wand leicht den Papillen an und maskieren die Reaktion derselben. Außerdem vermögen die Pollenkörner leicht miteinander zu verkleben. Wenig befeuchtet, kleben die Pollenkörner untereinander und bilden lange (bis 1 cm) Kleberfäden, die kugel- oder birnenartige Erweiterungen zeigen.

Bei sorgfältiger Verteilung der Pollenkörner merkt man, daß jedes Korn eine O-Blase trägt. Haften die Körner an der Narbe

oder am Griffel oder in den Haaren des Fruchtknotens versteckt, so vermag H_2O_2 sie durch die O-Perlen zu offenbaren. Da die Pollenkörner auf dem Präparat freiliegen, so wirkt H_2O_2 bei ihnen besser als bei Gewebe- oder Haarzellen.

Zusammenfassung.

Die Katalase-Reaktion tritt in allen Fällen deutlich hervor, weil erstens Katalase in keiner lebenden Zelle fehlt und zweitens, weil der entstehende Sauerstoff die Pollenmasse zerteilt und die Keimung der Körner befördert. Die Verallgemeinerung der Gegenwart der Katalase in der Zelle wird in dem Sinne beschränkt, daß sie sich nur mit der Reife der Sexualorgane bildet.

H_2O_2 kommt normal im Protoplasma nicht vor, auch nicht aktivierter Sauerstoff (Buscalioni) oder O-Verbindungen. Jedoch wurde beobachtet, daß organische Stoffe bei Lichtbestrahlung in Gegenwart von Sauerstoff diesen in einer superoxydartigen Bindung anlagern (Weigert).

Diese Angaben erleuchten einige Resultate über die H_2O_2-Reaktion und die Keimung mancher Pollenarten. Der Pollen von *Ipomoea purpurea* ist klebrig und reagiert nicht so gut wie der pulverartige von *Araucaria Bidwillii.* Nach Delpino ist der Übergang von dem agglutinierten Pollen der *Oenothera* zu den Pollinien von *Jussiaea* oder von Orchideen ein leichter. Für die Bestäubung ist es günstig, daß die Narbe ebenfalls klebrig ist. Die Viscinaperlen von *Salvia glutinosa* oder von *Vitex Agnus castus* dienen auch zum Festhalten des Pollens.

Zur Bestimmung der Synchronie bzw. Asynchronie in der Reife der Sexualorgane läßt sich H_2O_2 relativ gut verwenden, nur ist zu beachten, daß das Gynöceum weniger deutlich und langsamer als das Andröceum reagiert.

Auf Staubfäden und Griffeln zeigt sich die Reaktion nur auf der mit H_2O_2 benetzten Strecke, und zwar derart, daß bei einigen Farbstoffen ein Verschwinden der Farbe oder eine Verschiebung der Nuance stattfindet; bei anderen dagegen vertieft sich der Farbenton.

Ist die Narbe mit Pollen besetzt, dann tritt die Reaktion stark auf, und zwar auf Kosten des Pollens, nicht der Narbenpapillen, die zuweilen (wie bei proterandrischen Arten) auch unreif sein können.

Pollen älterer Herbarpflanzen vermag nach mehreren Jahrzehnten (*Dictamus albus*, Herb. Petagnas, 1880), allerdings sehr

langsam, zu reagieren. Große Pollenmassen vermögen es auch, wenn trocken aufbewahrt (wie z. B. in dünner Schicht über Schwefelsäure). Alter (von 1914), noch reaktionsfähiger Pollen von *Araucaria Bidwillii*, in dest. Wasser gekocht, reagiert mit H_2O_2 überhaupt nicht, kann aber in einigen Pollenkörnern mit der Zeit Luftblasen aufweisen. Junger Pollen wird beim Kochen in Wasser sofort getötet. PATON spricht nur von „boiled Pollen", ohne zwischen alten und jungen zu unterscheiden, hebt aber den Reaktionsverlust mit H_2O_2 hervor.

Die Reaktion wird vom biologischen Moment der Befruchtung bestimmt und äußert sich sowohl durch die verschiedene Intensität als auch durch die Lokalisation an bestimmten Stellen der Sexualorgane. So reagieren die Haare in sehr intensiver Weise, wenn sie zum Schutz der Nektarbehälter, dagegen wenig oder gar nicht, wenn sie zum Fang des Pollens bestimmt sind. So keimen die Pollenkörner von *Sprechelia (Amaryllis) formosissima* am besten in 5 %iger Zuckerlösung mit Zusatz eines Tropfens Nektar: die Keimschläuche werden sehr kräftig, ihre Plasmaströmung sehr lebhaft. Da der Honigsaft stark mit H_2O_2 reagiert, so ist seine fördernde Wirkung auf die Pollenkeimung leicht begreiflich. Die Narbenpapillen reagieren sehr lebhaft, wenn sie zum Fang des Pollens bestimmt sind. Gehört aber die Narbe proterandrischen Blüten an, so besitzt sie keine Papillen, oder, wenn solche vorhanden, reagieren sie sehr schwach. Eine fördernde Wirkung übt H_2O_2 auf die Dehiscenz der Staubgefäße aus. Der Öffnungsmechanismus der letzteren wird von SCHWENDENER auf hygroskopische Spannungen zurückgeführt, deren Mechanik sich aus der anatomischen Struktur der Antherenwand erklärt. In der Tat kommen hygroskopische Schrumpfungen an den Antherenwandungen vor, wenn auch später von anderer Seite nachgewiesen worden ist, daß ihr Aufspringen durch andere Kräfte hervorgerufen wird. Daß H_2O_2 durch Eindringen in die Staubgefäße ihr Aufspringen erleichtert, zeigt das lebhafte Austreten des Sauerstoffs längs der Dehiscenzlinien infolge der katalytischen Reaktion.

Da H_2O_2 sich in der Zelle nicht bildet, so kann es bei diesen Vorgängen auch nicht tätig sein. Eine künstliche Verwendung von H_2O_2 kann immer von Nutzen sein, zumal eine schädliche Wirkung seitens des H_2O_2 sich nie erwiesen hat. Der Pollen keimt in der Tat auch in H_2O_2 (Verd. 1 zu 1000) sehr gut; bei konz. Lösung (1 zu 500) zeigen einige Keimschläuche anormale Gestalt in der Form von dicken Warzen. Diese Keimungsversuche wurden unter den natürlichen nächstliegenden Verhältnissen ge-

macht — d. h. in feuchter Luft ohne Zusatz von Zucker oder organischen Säuren —, um leicht vergleichbare Resultate zu erlangen. H_2O_2 wurde dabei probeweise bis 1000 mal verdünnt.

Ergebnisse.

Die Katalase-Reaktion ist in den Pflanzen sehr verbreitet. Sie kommt besonders in den sexualen Organen zum Ausdruck, und zwar in um so höherem Grad, je näher der Moment der Befruchtung ist, d. h. je reifer jene sind.

Nur reifer Pollen reagiert mit H_2O_2 deutlich, dementsprechend zeigen nur reife, empfängnisfähige Narben die gleiche Reaktion.

Reifer Pollen ist reicher an Katalase als junger. Alter, gut aufbewahrter Pollen (wie der von *Araucaria Bidwillii* von 1914) reagiert mit H_2O_2 nicht. Wenn er aber mit Äther oder Alkohol behandelt wird, reagiert er in etwas langsamer Weise. Gekochter Pollen reagiert mit H_2O_2 überhaupt nicht mehr.

Bei proterandrischen Blüten reagiert der Pollen, nicht zugleich die Narbe oder nicht mit gleicher Energie. Bei proterogynischen Blüten reagiert die Narbe, nicht in gleichem Grad der Pollen.

Außer diesem diagnostischen Wert zur Bestimmung des Reifegrades zerteilt H_2O_2 den reifen Pollen in kleinere Massen oder gar in einzelne Körner, vermehrt die Verteilungsfläche und die Adhäsivität, folglich das Keimungsvermögen, indem er die Permeabilität der Wand erhöht.

Bei entomophilen Arten wird diese Vorbereitung des Pollens in geeigneter Weise von den Insekten vorgenommen, wie neuerdings in der Großkultur der Orangen mit Hilfe der Bienen. Aber auch bei ihnen kann H_2O_2 von Nutzen sein, um so mehr, da die Keimung des Pollens in verdünntem H_2O_2 ungestört vor sich geht und mächtige Keimschläuche liefert.

Außer Samen und Eichen können andere biologische Apparate, wie z. B. extranuptiale Nektarien (*Ricinus* u. a.) mit H_2O_2 reagieren und sogar in ihren ersten Entwicklungsstadien erkannt werden.

Literatur.

BUSCALIONI - ROCCELLA, Emissione O attivo da alcuni organi vegetali. Malpighia, 1925.

CARBONE, D., Le Ossidasi e le loro applicazioni pratiche. Bioch. e Terapia sper. I. 5.

CZAPEK, Biochemie der Pflanzen, III, 156.

DELPINO, Pensieri sulla Biologia vegetale. Nuovo Cimento. Pisa 1867.

—, Ult. Oss. sulla Dicogamia nel regno vegetale. Pisa 1874—75.

GOODALE, Pollen therapy in hay fever. Amer. Otor. Rhynol. 1924.

JOST, L., Zur Physiologie des Pollens. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XXIII, 504.

LAKON, G., Eine Methode, die Wirkung der Katalase an der lebenden Pflanze zu demonstrieren. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XL, 1922 (17—25).

LIDFORS, B., Über den Chemotropismus der Pollenschläuche. Ibidem, VII, 1899, 236-243.

LOEW, O., Zur Theorie der Katalasefunktion. Col. f. Bakt., II. Abt. 1903, α u. β, Kat. 177.

—, —, Physiologische Bedeutung der Katalase. Ibid. 1908, S. 1. Ibid. 1923, S. 289.

LOPRIORE, G., Einwirkung der Kohlensäure auf Protoplasma. PRINGSHEIMS Jahrb. 1895.

PATON, JULIA, Pollen and pollen enzimes. Journ. of Botany, 1927, VIII, 471—501.

—, —, Hay fever and other forms of pollen poisoning. Ib., Pennsylvania 1927.

PFEFFER, W., Über Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. Ber. d. Deutsch. Bot Ges. VII, 1889, 82—89.

—, —, Beitr. z. Kenntnis der Oxydationsvorgänge in den Zellen. Math. Phys. Ges. Leipzig 1889.

ZIMMERMANN, A., SCHWENDENERS Nekrolog. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XL, 1922, 53—76.

45. A. Rimbach: Endodermiswellung und Casparyscher Punkt.

(Eingegangen am 11. Mai 1928. Vorgetragen in der Maisitzung.)

Auf dem Längsschnitt durch die Wurzel vieler Pflanzenarten erscheinen unter dem Mikroskop die radialen Längswände der Endodermis in einem mittleren Streifen manchmal mehr oder weniger stark in der Längsrichtung gewellt. An derselben Stelle dieser Wände, an welcher die Wellung verläuft, erblickt man auf dem Querschnitt einen dunklen Fleck, welcher unter dem Namen des CASPARYschen Punktes bekannt ist. Besteht zwischen beiden Erscheinungen eine ursächliche Beziehung?

Aus der Literatur seien zwei zeitlich ziemlich weit auseinanderliegende Äußerungen hierüber angeführt. Bei STRASBURGER[1]) findet sich in Bezug auf den Querschnitt des Stengels von *Hippuris vulgaris* die Bemerkung: „Die nach innen zu die Rinde abschließende Endodermis besteht aus einer einfachen Schicht schwach verdickter Zellen, welche an den radialen Wänden den schwarzen, für die Endodermen so charakteristischen, durch Wellung einer kutinisierten, mittleren Wandpartie hervorgerufenen, linsenförmigen Schatten meist deutlich zeigen.“ VAN WISSELINGH[2]) sagt: „Der CASPARYsche Fleck wird durch eine lokale Verholzung und Verkorkung und Wellung der Wand verursacht. Die Verholzung und Verkorkung beschränken sich auf einen Streifen der radialen Längswände und Querwände. Die ersteren sind dabei gewöhnlich gewellt.“

Ist nun die stoffliche Beschaffenheit des CASPARYschen Streifens oder seine Wellung, oder sind beide zugleich die Ursache des dunklen Punktes? Kommt dabei die in der unversehrten Pflanze bestehende, oder die durch die Präparation hervorgerufene Wellung, oder kommen beide zugleich in Frage? In welchem Verhältnis steht im besonderen die natürliche, durch die Pflanze selbst hervorgerufene Wellung zum CASPARYschen Punkte? Diese letzte Frage soll durch die folgende Untersuchung beantwortet, also das Verhältnis der natürlichen Zellhautwellung der Endodermis zum CASPARYschen Punkte festgestellt werden.

---

1) E. STRASBURGER: Das Botanische Praktikum, 1887, S. 275.

2) C. VAN WISSELINGH: Die Zellmembran, 1924, S 155 (in LINSBAUER: Handbuch der Pflanzenanatomie).

Die Endodermiswellung.

In vielen Wurzeln, wie auch in Stengeln, bleiben die radialen Längswände der Endodermis, gleich denen der übrigen Gewebe, immer geradlinig. In anderen Wurzeln dagegen bildet der CASPARYsche Streifen dieser Längswände mit zunehmendem Alter bis zu einer gewissen Grenze immer höher und enger werdende Wellen. Die Wellung befestigt sich in den älteren Wurzelteilen derart, daß sie sich nicht merklich verändert, wenn die Endodermis bei Anfertigung von Längsschnittspräparaten aus dem Verbande mit dem Nachbargewebe gelöst wird, oder wenn durch Längs- oder Querschnitte die Endodermiszellen geöffnet werden. Die Wellung, welche man auf Längsschnitten aus älteren Wurzelteilen unter dem Mikroskop an der Endodermis sieht, ist also ungefähr in derselben Stärke auch in der unversehrten Wurzel vorhanden und ist nicht etwa erst bei der Präparation entstanden[1]).

Diese in der Pflanze bestehende, von ihr selbst hervorgebrachte Endodermiswellung ist gut zu sehen im Basalteile älterer Zugwurzeln folgender Arten: *Sparganium ramosum*, *Carludovica palmata*, *Zantedeschia aethiopica*, *Arum maculatum*[2]), *Caladium marmoratum*, *Tradescantia virginica*, *Ornithogalum umbellatum*, *Galtonia candicans*, *Fritillaria Meleagris*, *Lilium martagon*, *Kniphofia aloides*, *Allium ursinum*[3]), *A. porrum*, *Anthericum ramosum*, *Dasylirion acrotriche*, *Zygadenus glaberrimus*, *Uvularia perfoliata*, *Polygonatum multiflorum*, *Trillium ovatum*, *Convallaria majalis*, *Asparagus officinalis*, *Leucoyum vernum*, *Hymenocallis calathina*, *Polyanthes tuberosa*, *Agave americana*, *Iris germanica*, *I. pseudacorus*, *Tigridia pavonia*, *Gladiolus communis*, *Musa ensete*, *Heliconia brasiliensis*, *Zingiber officinale*, *Chloraea membranacea*, *Ranunculus bulbosus*, *Caltha palustris*, *Anemone silvestris*, *Podophyllum peltatum*, *Sanguinaria canadensis*, *Mercurialis perennis*, *Dodecatheon Hendersoni*, *Polemonium coeruleum*, *Asclepias campestris*, *Valeriana officinalis*, *Phlomis tuberosa*, *Scrophularia nodosa*, *Pulmonaria officinalis*, *Succisa pratensis*, *Chaptalia nutans*, *Petasites officinalis*.

Diese in der Pflanzenanatomie wohlbekannte, in vielen Fällen sehr starke Endodermiswellung zeigt sich nun ausschließlich in solchen Wurzelstrecken, welche sich im Laufe ihrer Entwicklung

1) A. RIMBACH: Über die Ursache der Zellhautwellung in der Endodermis der Wurzeln. Diese Berichte, 1893. Bd. XI, S. 106.

2) A. RIMBACH: Über die Lebensweise des *Arum maculatum*. Diese Berichte, 1897, Bd. XV, Tafel V, Fig. 16.

3) Derselbe: Lebensverhältnisse des *Allium ursinum*. l. c. 1897, Bd. XV, Tafel VIII, Fig. 10.

in der Längsrichtung zusammengezogen haben. Das ist auch mit den älteren Wurzelbasalteilen aller vorgenannten Arten geschehen. In allen jenen Wurzeln oder Wurzelstrecken jedoch, welche sich nicht zusammenziehen, und ebenso in Stengelorganen, bleiben die Endodermiswände auch im Alter geradlinig. Das deutet darauf hin, daß die Verkürzung der Wurzel die Ursache der Wellenbildung im CASPARYschen Streifen sei. Daß sie es wirklich ist, lehren die hier aufzuführenden Einzelheiten:

1. Wurzelverkürzung und Endodermiswellung gehen gleichsinnig nebeneinander her. Man sieht nämlich folgendes:

a) In Wurzeln, bei welchen Verkürzung gar nicht eintritt, kommt auch keine Endodermiswellung vor, sondern die radialen Längswände dieses Gewebes bleiben überall, auch im Basalteile der Wurzel, geradlinig. Das ist der Fall bei *Equisetum*, bei allen untersuchten Gramineen, Cyperaceen, Palmen, Bromeliaceen, Marantaceen, unter den Commelinaceen bei *Dichorisandra* und *Campelia*, ferner bei *Colchicum autumnale*, *Aletris farinosa*, *Lilium superbum*, *Paris quadrifolius*, *Medeola virginiana*, *Prosartes Hookeri*, *Clintonia Andrewsiana*[1]), *Smilax*, *Bomarea*, *Dioscorea*, unter den Iridaceen bei *Orthosanthus chimboracensis*, unter den Zingiberaceen bei *Renealmia*, dann bei *Epipactis latifolia*, *Oncidium nubigenum* und anderen Orchideen, bei *Solanum tuberosum*, *Physalis Alkekengi* und *Verbena microphylla*.

b) In den sich zusammenziehenden Wurzeln besteht ein allmählicher Übergang von stärkster Verkürzung im Basalteile bis zu ganz schwacher Verkürzung und schließlich gänzlichem Fehlen solcher im Spitzenteile. Die Endodermiswellung zeigt, am Ende der Zusammenziehung, eine entsprechende Abstufung: Stärkste Wellung im Basalteile, schwächere im mittleren Abschnitt, gar keine Wellung im Spitzenteile. So in den stärkeren Zugwurzeln von *Sparganium ramosum*, *Arum maculatum*, *Arisaema dracontium*, *Lilium martagon*[2]), *L. pardalinum*, *Galtonia candicans*, *Allium ursinum*, *A. porrum*, *A. sativum*, *Convallaria majalis*, *Polygonatum officinale*, *Scoliopus Bigelovii*, *Polyanthes tuberosa*, *Agave americana*, *Hypoxis decumbens*, *Iris pseudacorus*, *I. germanica*, *Watsonia aletroides*, *Gladiolus communis*, *Ranunculus lanuginosus*, *Caltha palustris*, *Podophyllum peltatum*, *Mercurialis perennis*.

---

1) Derselbe: Physiological observations on the subterranian organs of some Californian Liliaceae. Botanical Gazette, 1902, p. 401.

2) Derselbe: Über *Lilium martagon*. Diese Berichte, 1898, Bd. XVI, Tafel V, Fig. 10 u. 11.

c) In der Verzweigung der Wurzel besteht ein ähnliches Abnehmen der Verkürzungsstärke von der sich stark zusammenziehenden Mutterwurzel bis zu den Seitenwurzeln der letzten Grade, welche sich wenig oder gar nicht verkürzen Ganz dem entsprechend sieht man in der Mutterwurzel die stärkste, in den größeren Seitenwurzeln schwächere, in den kleinsten gar keine Wellung. So in den verzweigten Adventivwurzeln von *Sparganium ramosum*, *Polygonatum multiflorum*, *Convallaria majalis*, *Lilium martagon*, *Anthericum ramosum*, *Allium ursinum*, *Iris pseudacorus*, *Gladiolus communis*, *Ranunculus lanuginosus*, *R. Bonplandianus*, *Caltha palustris*, *Anemone silvestris*, *Mercurialis perennis*.

d) Bei Arten mit zweierlei stammbürtigen Adventivwurzeln, von denen die einen sich zusammenziehen, die anderen nicht, zeigen die ersten im Basalteile mehr oder weniger starke Wellung, während die zweiten keine Wellung haben. Dieser Unterschied ist zu sehen bei den dicken, sich zusammenziehenden, und den dünnen, nicht kontraktilen Wurzeln von *Arum maculatum*, *Allium ursinum*, *Scilla bifolia*, *Fritillaria Meleagris*, *Calochortus umbellatus*, *Convallaria majalis*, *Crocus Imperati*, *Tigridia pavonia*, *Freesia refracta*, *Gladiolus communis*.

e) Wenn man den am stärksten sich zusammenziehenden Wurzelabschnitt von Arten mit starker Verkürzung vergleicht mit dem entsprechenden Abschnitt von solchen mit schwacher Verkürzung, so findet man in dem ersteren stärkere Endodermiswellung als in dem letzteren. So ist die Wellung sehr stark bei den folgenden Arten mit 40 bis 75 % Verkürzung im Basalteil: *Arum maculatum*, *Allium porrum*, *Scilla bifolia*, *Brodiaea capitata*, *Lilium martagon*, *Galtonia candicans*, *Hymenocallis calathina*, *Phaedranassa chloracea*, *Polyanthes tuberosa*. *Agave americana*, *Hypoxis decumbens*, *Iris xiphium*, *Tigridia pavonia*, *Watsonia aletroides*, *Gladiolus communis*, *Chloraea membranacea*. Deutlich schwächer ist die Wellung bei den folgenden Arten, deren stärkste Verkürzung nicht über 25 % beträgt: *Sparganium ramosum*, *Asparagus officinalis*, *Allium ascalonicum*, *Kniphofia aloides*, *Agapanthus umbellatus*, *Musa ensete*, *Heliconia latispatha*, *Zingiber officinale*, *Costus spiralis*, *Canna indica*, *Ranunculus Bonplandianus*, *Polemonium coeruleum*, *Scrophularia nodosa*, *Stachys lanata*, *Soliva pygmaea*.

f) Die Querwände der Endodermis, durch welche ja auch der CASPARYsche Streifen läuft, haben keine Wellung, wenn sie genau rechtwinklig zur Längsachse der Wurzel stehen. Stehen sie aber schief, so zeigen sie um so stärkere Wellung, je mehr sie sich der Längsachse der Wurzel nähern.

g) An ein und derselben Stelle der Wurzel steigt mit zunehmender Verkürzung auch die Stärke der Wellung.

h) Die Endodermis der sich nicht verkürzenden Rhizome und oberirdischen Stengel hat keine Wellung. So die Endodermis der Rhizome von *Sparganium ramosum, Carex acuta, Convallaria majalis, Majanthemum bifolium, Paris quadrifolius, Iris pseudacorus, Mercurialis perennis, Achillea millefolium,* sowie die der oberirdischen Stengel von *Equisetum, Potamogeton natans, Elodea canadensis, Hippuris vulgaris.*

2. In Wurzelstrecken, welche sich im Laufe der Entwicklung verkürzen, und deren Endodermis sich allmählich von selbst wellt, kann man die Ausbildung der Wellung teilweise oder ganz verhindern, wenn man die Zusammenziehung der Wurzel unmöglich macht, indem man an dieselbe in jungem Zustande feste Gegenstände anleimt, oder indem man die junge Wurzel in einen Gipsverband einschließt, oder auch, indem man das die Verkürzung bewirkende Rindenparenchym so viel wie möglich wegschneidet, ein Eingriff, welcher die Entwicklung der Wurzel nicht erheblich stört. Zu solchen Versuchen eignen sich besonders gut die starken Zugwurzeln mancher Monokotylen (*Hymenocallis, Phaedranassa*). In allen diesen Fällen findet man nach einigen Wochen oder Monaten bei mikroskopischer Untersuchung der Endodermis in der behandelten Wurzelstrecke, die sich wenig oder gar nicht verkürzt hat, schwache oder auch gar keine Wellung, während in den unbehandelten angrenzenden Strecken die gewöhnliche, starke Wellung sich ausgebildet hat.

3. Man kann eine der natürlichen ähnliche Wellung künstlich hervorrufen in jungen Endodermen, wenn man sie durch Anschneiden öffnet, oder wenn man sie plasmolysiert. Hierdurch wird die Turgordehnung der Zellhaut aufgehoben, diese zieht sich ein wenig zusammen, und eine schwache Wellung des Caspary-schen Streifens tritt ein. Dieses gelingt auf gleiche Weise bei Wurzeln, die in der weiteren Entwicklung unverkürzt bleiben und gerade Endodermiswände behalten (*Zea mais, Paris quadrifolius, Bomarea Caldasiana, Tropaeolum majus*) als auch bei solchen, die sich später von selbst verkürzen und Wellung bekommen (*Zantedeschia aethiopica, Phaedranassa chloracea, Iris germanica*). Durch diese künstlich hervorgerufene Wellung hebt sich auf dem tangentialen Längsschnitt die Endodermis, welche in solch jungem Zustande sonst noch wenig hervortritt, deutlich von dem sie umgebenden Gewebe ab. Auch im Stengel von *Elodea canadensis* und in den

jungen Rhizomen von *Convallaria majalis* und *Majanthemum bifolium* wird auf diese Weise Wellung der Endodermis hervorgebracht. Sogar an alten Endodermen, welche bei Tangentialansicht keine deutliche Wellung zeigen, sieht man auf dem Querschnitt den CASPARYschen Streifen abwechselnd nach der einen und der anderen Seite ein wenig sich vorwölben, wahrscheinlich weil auch hier infolge des Verschwindens der Turgordehnung eine leichte Zusammenziehung der Zellhaut eingetreten ist.

Demnach entsteht selbst in Wurzeln, die sich selbsttätig nicht verkürzen und auf natürlichem Wege keine Endodermiswellung annehmen, und sogar in manchen sich ebenso verhaltenden Stengeln eine, wenn auch geringe Wellung durch Beseitigung der Spannung der Zellhaut. Bei Plasmolyse vollzieht sich das unter den Augen des Beobachters, und die Wellung kann in diesem Falle durch Aufheben der Plasmolyse wieder zum Verschwinden gebracht werden. Auch in solchen Wurzeln und Stengeln ist also die Bedingung für das Eintreten der Wellung gegeben. Es kommt aber in der unversehrten Pflanze wegen Ausbleibens der Verkürzung keine solche zustande.

Es müssen also bei der Endodermis zwei nach ihrer Herkunft verschiedene Arten der Wellung unterschieden werden: die durch Verkürzung der Wurzel verursachte natürliche Wellung und die durch Öffnen oder durch Plasmolyse der Zellen hervorgebrachte künstliche Wellung. Die künstlich entstandene Wellung ist niemals so stark, wie es die natürliche, durch Wurzelverkürzung verursachte, werden kann. Das kommt von den Umständen des Entstehens her. Denn beim Anschneiden oder bei der Plasmolyse der Endodermiszelle bildet sich die Wellung durch selbsttätige, plötzlich eintretende, aber geringe, wohl immer unter 10% bleibende Verkürzung der Zellhaut unter Aufhebung der Turgordehnung in der Endodermis selbst und oft auch in den Nachbargeweben. Auf natürlichem Wege dagegen, bei der Zusammenziehung der Wurzel, entsteht die Wellung infolge einer von außen aufgezwungenen, langsamen, aber lange dauernden[1]) und manchmal einen hohen Grad erreichenden[2]) Verkürzung der Zellhaut, welche währenddessen dem allseitigen Turgordruck ausgesetzt bleibt.

---

1) A. RIMBACH: Die Geschwindigkeit und Dauer der Wurzelverkürzung. Diese Berichte, 1927, Bd. XLV, S. 127.

2) Derselbe: Die Größe der Wurzelverkürzung. Diese Berichte, 1926, Bd. XLIV, S. 328.

Der CASPARYsche Punkt.

Das wesentliche am CASPARYschen Punkte ist eine auf dem Wurzelquerschnitt sich zeigende dunkle Stelle der radialen Endodermiswand, von der Gestalt eines radial gerichteten kurzen Striches. Dieser dunkle Strich findet sich an dem Orte, wo der CASPARYsche Streifen verläuft. Er ist daher, wie dieser, meistens der Innenseite der Endodermiszelle genähert. An radial gestreckten Endodermiszellen, wie denen von *Arundo donax*, *Lilium martagon*; *Bomarea Caldasiana*, *Iris germanica* fällt das besonders auf, weniger an im Querschnitt quadratischen oder tangential gestreckten, wie denen von *Zantedeschia aethiopica*, *Tradescantia virginica*, *Ricinus communis*, *Tropaeolum majus*. In der Entwicklung der Pflanzenteile beginnt der dunkle Punkt am hinteren Ende der in die Länge wachsenden Strecke sichtbar zu werden ungefähr zu der Zeit, wenn die ersten Gefäße ihre Ringe und Schrauben ausbilden und anfangen, dunkel zu erscheinen. In solchen jungen Wurzel- und Stengelteilen ist der dunkle Punkt am schärfsten zu sehen. In älteren Zuständen der Endodermis ist er bei manchen Arten, zumal Dikotylen wie *Tropaeolum majus*, *Brugmansia sanguinea*, *Solanum tuberosum*, manchen Compositen, auch noch gut sichtbar, bei anderen, besonders Monocotylen, wird er wegen fortschreitender stofflicher und gestaltlicher Veränderung der Zellhaut undeutlich. Wo starke Verdickungsschichten gebildet werden, wie bei *Lilium martagon*, *Iris germanica*, *Ranunculus lanuginosus* und anderen, da verschwindet er gänzlich.

Wenn man bei Betrachtung eines Endodermisquerschnittes das Mikroskop abwechselnd höher und tiefer einstellt, so wölbt sich der dem schwarzen Strich entsprechende Längsstreifen der Zellwand abwechselnd auf der einen und auf der anderen Seite vor, weil dieser Längsstreifen immer etwas geschlängelt ist. Der schwarze Strich zeigt sich dabei aber nur an den am meisten vorgewölbten Stellen der gewellten Wand, welche eine kleine Strecke weit senkrecht zur Augenfläche stehen. Bei gewisser Einstellung sieht man daher auch zwei parallele schwarze Striche, durch einen hellen Raum getrennt. Dieses Erscheinen des schwarzen Striches auf beiden Seiten der Mittellinie der Wellung vergrößert den Eindruck des CASPARYschen Fleckes und täuscht eine linsenförmige Verdickung der Zellwand vor. Was man den CASPARYschen Punkt nennt, ist also eine zusammengesetzte Erscheinung, eigentlich bestehend aus dem dunklen Strich und verstärkt durch dessen gleichzeitiges mehrfaches Erscheinen infolge der Wellung der Zellhaut.

Der CASPARYsche Punkt wird gesehen sowohl bei den sich verkürzenden und natürliche Endodermiswellung bildenden, als auch bei den sich nicht zusammenziehenden und der natürlichen Wellung entbehrenden Wurzeln.

So ist er beispielsweise gut zu sehen in den kontraktilen Strecken der Wurzeln folgender Arten:

Hauptwurzeln: *Delphinium nudicaule, Raphanus sativus, Ricinus communis, Carica papaya, Medicago sativa, Apium graveolens, Gentiana cruciata, Datura stramonium, Asclepias cornuti, Taraxacum officinale.*

Adventivwurzeln von Dikotylen: *Caltha palustris, Podophyllum peltatum, Trifolium repens, Eryngium humile, Phlomis tuberosa, Polemonium coeruleum, Valeriana officinalis, Succisa pratensis, Werneria disticha, Chaptalia nutans, Achillea millefolium.*

Adventivwurzeln von Monocotylen: *Sparganium ramosum, Arum maculatum, Zantedeschia aethiopica, Tradescantia virginica, Lilium martagon, Kniphofia aloides, Agapanthus umbellatus, Leucoyum vernum, Amaryllis belladonna, Iris germanica, Tigridia pavonia, Musa ensete, Costus argenteus, Canna indica.*

Aber ebenso deutlich sichtbar ist der CASPARYsche Punkt in den nichtkontraktilen Spitzenteilen und den Verzweigungen der Wurzeln der eben genannten Arten, welche ohne Endodermiswellung sind.

Ferner zeigt er sich in vollständig unkontraktilen und auf ihrer ganzen Ausdehnung keine natürliche Endodermiswellung bildenden Wurzeln bis in ihre letzten Verzweigungen hinein und ebenso auch in Stengeln. So zum Beispiel bei den folgenden Arten:

Hauptwurzeln: *Taxus baccata, Chenopodium quinoa, Tropaeolum majus, Vitis vinifera, Cedrela fissilis, Schinus molle, Prunus salicifolius, Caesalpinia horrida, Cynanchum quitense, Solanum nigrum, Chuquiraga insignis.*

Adventivwurzeln von Dikotylen: *Verbena microphylla, Salvia phoenicea, Physalis Alkekengi, Solanum tuberosum.*

Adventivwurzeln von Monokotylen: *Zea mais, Arundo donax, Scirpus totora, Uncinia longifolia, Allium cepa, Paris quadrifolius, Smilax, Bomarea Caldasiana, Ortosanthus chimboracensis, Calathea lutea.*

Adventivwurzeln von Cryptogamen: *Equisetum giganteum.*

Kleinste Seitenwurzeln: *Dioscorea piperifolia, Pelargonium zonale, Tropaeolum majus, Linum perenne, Viola odorata, Ruta graveolens, Prunus salicifolius, Cobaea scandens, Solanum tuberosum, S. nigrum.*

Rhizome: *Equisetum*, *Sparganium ramosum*, *Convallaria majalis*, *Alchemilla pectinata*, *Senecio repens*, *Culcitium nivale*, *Achillea millefolium*.

Oberirdische Stengel: *Equisetum arvense*, *E. giganteum*, *Hippuris vulgaris*.

Vergleich und Ergebnis.

Die Endodermiswellung und der CASPARYsche Punkt haben beide ihre Ursache in den physikalischen Eigenschaften des CASPARYschen Streifens.

Die Wellung der Endodermis ist bedingt durch die eigenartige mechanische Beschaffenheit des CASPARYschen Streifens. In diesem ist wahrscheinlich ein Teil weniger verkürzungsfähig als die übrigen. Deshalb legt er sich bei der Zusammenziehung des Ganzen in Falten[1]). Die Wellung läßt sich auch nachahmen, indem man zwischen zwei etwas gedehnte Kautschukstreifen einen dritten schmäleren einklebt und später das Ganze sich selbst überläßt. Es gibt aber zwei Arten der Endodermiswellung: Erstens die natürliche, manchmal sehr starke, welche in den Wurzeln durch deren Zusammenziehung hervorgerufen wird und deswegen in den ganz jungen Teilen noch nicht zu finden ist, und zweitens die künstliche, immer schwache Wellung, welche in Querschnittspräparaten und bei Plasmolyse durch Aufhebung der Turgordehnung und dadurch hervorgerufene geringe Verkürzung der Zellhaut sowohl in Wurzeln als auch in Stengeln sich bildet und deshalb auch schon in ganz jungen Endodermen auftreten kann. In der unversehrten Pflanze kommt die Wellung, wenn die Bedingungen für ihr Entstehen auch in allen Endodermen gegeben sein mögen, doch nur da zustande, wo eine Zusammenziehung in der Längsrichtung der Zellen stattfindet. Das geschieht, soweit bekannt, nur in den Wurzeln. An deren Verkürzung nimmt die Endodermis leidend teil. Deshalb ist die natürliche Wellung auf diejenige Strecke der Wurzel beschränkt, welche sich verkürzt, und ihre Stärke hängt von der Größe dieser Verkürzung ab.

Der CASPARYsche Punkt ist bedingt durch die optischen Eigenschaften des CASPARYschen Streifens. Er hat eine weitere Verbreitung im Pflanzenreich als die natürliche Endodermiswellung. Denn er zeigt sich überall da in den Querschnittspräparaten, wo ein CASPARYscher Streifen besteht, mag dieser in der unversehrten Pflanze sich im Laufe der Entwicklung wellen oder nicht. Er ist

---

1) Vgl. S. SCHWENDENER: Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. 1882, S. 5, 45 u. folg.

also nicht auf kontraktile Wurzeln beschränkt, sondern ist auch zu sehen in unkontraktilen Wurzeln sowie in Rhizomen und oberirdischen Stengeln, in denen eine natürliche Endodermiswellung fehlt. Deshalb kann die natürliche Endodermiswellung nicht Ursache des CASPARYschen Punktes sein. Wenn man Zellhautwellung als Ursache des CASPARYschen Punktes annehmen will, so käme also nur die künstlich hervorgerufene Wellung der Endodermiszellwände in Frage. Tatsächlich findet sich eine solche, wenn auch meistens sehr schwache Wellung wohl in allen Querschnittspräparaten der Endodermis vor. Ist nun eine solche Krümmung des CASPARYschen Streifens notwendig, um den dunklen Punkt hervortreten zu lassen? Liegt vielleicht eine Erscheinung vor wie die Dunkelheit der Holzgefäßwände, die ja auch durch viele gebogene Flächen ausgezeichnet sind? Kommt dabei der Verholzung des Streifens eine Bedeutung zu? Die Beantwortung dieser Fragen liegt außerhalb der Aufgabe der vorliegenden Abhandlung.

Das Ergebnis unserer Untersuchung ist dieses: Die natürliche, von der Pflanze selbst hervorgebrachte Endodermiswellung und der CASPARYsche Punkt sind zwei voneinander unabhängige Begleiterscheinungen der physikalischen Beschaffenheit des CASPARYschen Streifens. Die natürliche Endodermiswellung ist für das Erscheinen des CASPARYschen Punktes nicht notwendig. Der CASPARYsche Punkt würde überall da, wo er angetroffen wird, auch zu sehen sein, wenn es gar keine natürliche Endodermiswellung gäbe.

46. K. V. Ossian Dahlgren: Hakenförmige Leistenbildungen bei Synergiden.

(Mit Tafel XIII.)

(Eingegangen am 20. Juni 1928. Vorgetragen in der Junisitzung.)

STRASBURGER hat im Jahre 1885 (S. 106) einen eigenen früheren Irrtum berichtigt. Vorher hatte er behauptet, daß im Eiapparat von *Santalum album* außer den beiden Synergiden noch zwei Eizellen vorhanden wären. Der Fadenapparatteil der Synergiden war stark gegen den Hauptkörper der Zellen abgesetzt. „Das verleitete mich“, schreibt er (l. c), „die Synergidenkappen für die gesamten Synergiden, die Hauptkörper der Synergiden für zwei Eier zu halten.“

Eine derartige quer über die Längsrichtung der Synergiden laufende, mehr oder weniger hakenförmige Leiste (indentation, notch nach PACE 1912) ist später bei einigen anderen Pflanzen beobachtet worden. Diese Tatsache hat wenig Aufmerksamkeit erregt, und oft geht es nur aus den Figuren eines Verfassers hervor, daß er die betreffende Sache überhaupt bemerkt hat. In ihrer oben angeführten Arbeit hat PACE einige Fälle erörtert. ASPLUND (1920, S. 34) hat diese Synergidenform bei Valerianaceen besprochen und außerdem die Liste — nach KRATZERs (1918) Figur 6 — um einige Cucurbitaceen vermehrt. Vor kurzem hat CHIARUGI (1927) ähnliche Synergiden bei einigen Compositen recht ausführlich beschrieben. Einige schön ausgebildete Synergidenhaken, die ich zufällig bei Pflanzen, mit deren Untersuchung ich gerade beschäftigt bin, beobachtet habe, geben den Anlaß zur Veröffentlichung meiner alten Notizen über die betreffenden Bildungen. Die Sache mag vielleicht recht unwesentlich erscheinen; es dürfte jedoch wohl von einem gewissen Interesse sein, daß eine zusammenfassende Erörterung hierhergehöriger Fragen zustande kommt. Die Angaben über Synergidenhaken, die in der Literatur zu finden sind, habe ich nebst einigen neuen Fällen zu einem, wie ich glaube, ziemlich vollständigen Verzeichnis zusammengeführt.

Verzeichnis der Pflanzen, bei welchen hakenförmige Leistenbildungen beobachtet sind.

Gramineae: *Triticum sativum* (WATKINS 1925, Fig. 15 und 17. Einige andere Figuren zeigen keine Haken).

Palmae: *Phoenix dactylifera* (LLOYD 1910, Taf. 15, Fig. 1 und 3).

Taccaceae: *Scizocapsa plantaginea* (HÅKANSSON 1921, S. 213). Die Synergiden zeigen oft oberhalb der Mitte eine leichte Einschnürung. Insbesondere ältere Synergiden haben manchmal eine scharfe Leiste.

Liliaceae: *Bulbine annua* (STENAR 1928, S. 148).

Amaryllidaceae: *Zephyranthes texana* (PACE 1913, S. 378). „It was present in a few instances, but was never a deep notch."

Salicaceae: *Populus tremula* (GRAF 1921, S. 426). „Während der reife Embryosack der Befruchtung harrt, scheinen die beiden Synergiden eine ganz charakteristische Form anzunehmen. Fig. 18a und b auf Taf. X stellt einen Eiapparat dar, wo gerade der Pollenschlauch eingedrungen ist. Die Synergiden haben sich inzwischen noch schärfer zugespitzt und besitzen auf ihrer Außenseite eine taschenartige Vertiefung. Obwohl dieses Merkmal noch häufiger angetroffen wurde, ist es nicht ausgeschlossen, daß man es hier mit einer Degenerationserscheinung zu tun hat."

Santalaceae: *Santalum album* (STRASBURGER 1878, Taf. 9, Fig. 18 und 19; 1885, S. 106. GUIGNARD 1885, S. 194, Fig. 48). Siehe unsere Fig. 1.

Phytolaccaceae: *Petiveria alliacea* (ROCÉN 1927, S. 127).

Caryophyllaceae: *Spergula arvensis* **maxima* (ROCÉN 1927, S. 129). Sowohl bei dieser als auch jener Art sind die Synergidenhaken nur bei jungen Embryosäcken beobachtet worden.

Droseraceae: *Drosera rotundifolia* (PACE 1912, S. 320, Fig. 94). Auch eigene Beobachtung.

Saxifragaceae: *Heuchera brixoides* (PACE 1912, Fig. 86). Siehe Fig. 4.

Parnassia palustris (PACE 1912, S. 311). Siehe Fig. 3.

Ribes pallidum (HIMMELBAUR 1912, Fig. 19). Nach der Abbildung zu urteilen sind Leisten wahrscheinlich vorhanden.

Saxifraga cordifolia (PACE 1912, S. 318, Fig. 81).

Frankeniaceae: *Frankenia hirsuta*. Eigene Beobachtung.

Turneraceae: *Turnera ulmifolia*. Eigene Beobachtung. Siehe Fig. 13.

Onagraceae: *Epilobium angustifolium*. MODILEWSKIs (1909) Fig. 8 deutet auf eine Leistenbildung, sowie auch die eine Synergide in ISHIKAWAs (1918) Arbeit, Fig. VIII, 4.

Circaea quadrisulcata (ISHIKAWA 1918, Fig. VIII, 5). Siehe Fig. 7.
Clarkia pulchella. Eigene Beobachtung.
Godetia sp. (ISHIKAWA, l. c., VIII, 1).
Oenothera biennis (RENNER 1915, Fig. 3).
Oenothera nutans (ISHIKAWA, l. c., Fig. I, 11). Siehe Fig. 8.
Oenothera pycnocarpa (ISHIKAWA, l. c., III, 11). Siehe Fig. 5.

Gentianaceae: *Gentiana campestris* (STOLT 1921, S. 17, Fig. 46). In jüngeren Embryosäcken sind Leisten an den Synergiden gefunden, jedoch nicht in völlig ausgebildeten Embryosäcken.

Verbenaceae: *Lantana Camara; Verbena hispida.* Nach freundlicher Mitteilung des Herrn Amanuensis S. JUNELL.

Labiatae: *Horminum pyrenaicum.* Nach Mitteilung des Herrn S. JUNELL.
Hyptis pectinata. Nach einigen mir zur Verfügung gestellten Präparaten des Herrn JUNELL. Siehe Fig. 12a und b.
Mentha arvensis. Nach Mitteilung von JUNELL.
Mentha austriaca (SCHNARF 1917a, Fig. 12a eines unbefruchteten Embryosackes macht es höchst wahrscheinlich, daß auch hier Synergidenleisten vorkommen).
Mentha spicata (SCHÜRHOFF 1927a, Fig. 35). Ein unbefruchtet gebliebener, überreifer Embryosack zeigt deutliche Synergidenleisten, was jedoch nicht auf dem Bild (Fig. 33) eines befruchtungsreifen Embryosackes zu sehen ist.
Stachys silvatica (SCHNARF 1917a; S. 254, Fig. 31). Siehe Fig. 6. Über die Synergiden ist folgendes zu lesen: „Ihre Spitzen ragen in den mikropylären Kanal hinein, unterhalb derselben keilen sie sich in zarte Lamellen aus, die sich der Embryosackwand an der Übergangsstelle in die Mikropyle anschmiegen. Das ist wohl diejenige Bildung, welche STRASBURGER als Leiste bezeichnet hat.“ (Vgl. auch Fig. 17, die den Embryosack von *Galeopsis bifida* darstellt.)

Plantaginaceae: *Plantago media* (SCHNARF 1917b, Fig. 1b). Siehe Fig. 9.

Rubiaceae: *Crucianella herbacea* (LLOYD 1902, Taf. 10, Fig. 12).
Diodia virginiana (l. c., Taf. 12, Fig. 6).
Houstonia coerulea (l. c., Taf. 14, Fig. 9). Siehe Fig 15.
(Nach LLOYDs Taf. 13, Fig. 5 und 14 zu urteilen ist ein Vorkommen von Synergidenleisten bei *Diodia teres* und *Richardsonia pilosa* nicht unwahrscheinlich.)

Valerianaceae: *Centranthus macrosiphon* (ASPLUND 1920, Fig. 43). Siehe Fig. 11.

Valeriana officinalis (ASPLUND Fig. 36, 38 und 39). Auch eigene Beobachtung. Siehe Fig. 10.
Nach freundlicher Mitteilung des Herrn Dr. ASPLUND sind die Synergidenleisten etwas für die Familie bezeichnendes.

Cucurbitaceae: *Citrullus vulgaris* (KIRKWOOD 1904, Fig. 122; wahrscheinlich).
Cucurbita pepo (KIRKWOOD 1904, Fig. 132; KRATZER 1918, Fig. 6). Siehe Fig. 16.
Luffa aegyptica (KRATZER 1918, Fig. 6).
Momordica charantia (KIRKWOOD 1904, Fig. 66).

Compositae: *Achillea Clavenae* (CHIARUGI 1927, S. 749).
Adenostyles albifrons (LANGLET 1925, Fig. 1a).
Anthemis alpina (CHIARUGI 1927, S. 745).
Artemisia nitida (CHIARUGI 1926, S. 531, Fig. 75—76).
Bellidiastrum Michelii (CHIARUGI 1927, S. 752).
Chrysanthemum alpinum (CHIARUGI 1927, S. 738).
Helianthus annuus (NAWASCHIN 1909, Fig. 8 und 9; DAHLGREN 1924, Fig. 1b). Siehe Fig. 14.

Im obigen Verzeichnis sind nur solche Fälle mitgenommen worden, wo tatsächlich eine im Längsschnitt in der Form eines Zahnes hervorspringende Leiste vorhanden ist. Die beigefügten Figuren geben eine gute Vorstellung vom Aussehen typisch ausgebildeter Synergidenhaken. Bisweilen findet man Synergiden abgebildet, deren Form mehr oder weniger eckig ist, und in einigen Fällen hätten vielleicht Pflanzen mit verzeichnet werden sollen, die weggelassen sind, wie z. B. *Actaea spicata* (HUSS 1906, Taf. II, Fig. 36), um nun einen besonders schwierigen Fall anzuführen. Siehe Fig. 2.

In verschiedenen Fällen dürften rein zufällig entstandene Schrumpfungen eine hakenförmige Einschnürung verursacht haben. Über die Synergiden von *Limnanthes Douglasii*, die auffallend leistenähnliche Vorsprünge zeigen, schreibt STENAR (1925, S. 140), daß sie wahrscheinlich auf Schrumpfungen zurückzuführen sind. Diejenigen Leisten, die ich ein paarmal bei *Calystegia sepium* und *Desfontainia spinosa* gesehen habe, beruhen auf eine zufällig entstandene, unregelmäßige Kontraktion bei der Fixierung oder Dehydrierung. (Bei *Viburnum lantana* fand ich einmal eine Antipodenzelle mit einer derartigen, auf Schrumpfung zurückzuführenden Hakenbildung.)

Ob die Leistenbildung auf Schrumpfungen des weiteren vakuolbesitzenden Teiles der Synergiden beruht oder auf einer

Organisation der lebenden Zellen, dürfte zuweilen schwierig sein, mit völliger Sicherheit zu entscheiden. Rocén (1927, S. 129) teilt mit, daß die Leistenbildungen bei *Spergula arvensis* „ephemerer Natur" sind. „Sie sind", schreibt er, „eine nur während einer gewissen Entwicklungsphase der Synergiden auftretende Erscheinung." Er hat sie nämlich nicht in älteren Embryosäcken beobachtet. Auch Stolt (1921, S. 18) gibt an, daß die Leisten der jungen Synergiden bei *Gentiana campestris* später verschwinden. Ich halte es jedoch für wenig wahrscheinlich, daß die Synergiden der genannten Pflanzen normalerweise ein Stadium mit Leisten durchmachen. Sie sind vielleicht nur auf Schrumpfungen zurückzuführen.

Ich war einmal der Ansicht, daß Leistenbildungen im allgemeinen Artefakten seien, durch die angewandten Präpariermethoden hervorgerufen. Eine Kontrolluntersuchung, die ich vor einigen Jahren über *Valeriana officinalis* vornahm, bei der Asplund, wie schon oben erwähnt, schöne Synergidenhaken gefunden hat, hat mich jedoch davon überzeugt, daß diese Bildungen nicht einzig und allein Artefakten sind. Da lebendiges Material unmöglich zu studieren war, habe ich es in der von Karpechenko modifizierten Nawaschinschen Mischung (Chromsäure-Formol-Eisessig) fixiert, da ich aus Erfahrung wußte, daß diese Fixierung eine sehr unbedeutende Schrumpfung hervorruft[1]. Ich habe dann mein Material mit äußerster Vorsicht dehydriert, und zwar mit nur 5%iger Verstärkung des Alkoholgehaltes bei jedem Wechsel. Die Synergidenhaken traten jedoch in den so behandelten Blüten ebenso deutlich hervor wie in den mit Carnoys Mischung fixierten.

Auch wenn leistenähnliche Furchungen ohne Zweifel durch reine Schrumpfungserscheinungen zufällig entstehen können, so muß doch in vielen Fällen die Ursache eine andere sein. Bei dem von Strasburger (1885, S. 106) und Guignard (1885, S. 194) untersuchten *Santalum album* soll eine ringförmige Leiste von der dicken Wand, die den Embryosack umgibt, hineinragen und die Synergiden in eine obere und eine untere Hälfte teilen (— „les synergides sont étranglées par une crête annulaire de la paroi interne du sac embryonnaire"). Wie ich schon in der Einleitung erwähnt habe, hat dieser Umstand Strasburger anfangs zu der irrtümlichen Auffassung geführt, daß die scharf abgesetzten Hauptkörper der beiden Synergiden zwei Eizellen wären. Man dürfte

---

1) Clausen (1927, S. 678) hat durch Verwendung dieser Fixierung gefunden, daß: „Even pollen mother cells greatly deficient in plasma do not shrink".

wohl annehmen müssen, daß die hakenförmigen Einkerbungen bei *Santalum* durch die eigentümliche ringförmige Wandverdickung entstehen. Ich möchte hier hervorheben, daß nach STRASBURGER (1878, S. 35) ein solcher Vorsprung auch bei *Aubrietia spatulata*, *Capsella bursa pastoris* und *Cheiranthus Cheiri* vorkommen soll, bei welchen Pflanzen er sah, daß „die Embryosackwand an der Stelle, wo die Hautschicht der Gehilfinnen und des Eies ansetzt, einen ringförmigen Vorsprung bildet“. (In einigen Präparaten von *Capsella bursa pastoris* habe ich jedoch vergebens nach einem solchen „Vorsprung“ gesucht.) Nach seiner Fig. 77, Taf. VII von *Cheiranthus* zu urteilen, scheint doch kaum irgendwelche Einkerbung der Synergiden zustande zu kommen.

PACE (1912, S. 311) hat die Beobachtung gemacht, daß die Hakenbildung immer da anfängt, wo das Plasma des Embryosackes bei den Synergiden auskeilt (Fig. 3). Sie ist der Ansicht, daß die Hakenbildung auf dem Vorhandensein eines Fadenapparates beruht. „It seems probable“, schreibt sie, „that, as the filiform apparatus develops (being of cellulose, it is somewhat stiff) and the synergids elongate, this upper stiffer part does not change shape so much as the lower part.“

Wie ASPLUND[1]) (1920, S. 36) betont hat, kann der Fadenapparat die betreffende Synergidenform nicht hervorrufen. Bei den von ihm untersuchten Valerianaceen, die deutliche Haken besitzen, fehlt nämlich dieser Apparat. Bei Pflanzen mit Fadenapparat befinden sich die Leisten manchmal nicht an dessen Basis wie u. a. aus PACEs Fig. 81 von *Saxifraga cordifolia* und aus ISHIKAWAs Bildern von *Oenothera* hervorgeht. (Siehe unsere Fig. 5 und 8.)

Wie oben erwähnt, hat PACE (1912, S. 311) hervorgehoben, daß die Leistenbildungen bei den von ihr untersuchten Pflanzen da beginnen, wo das Plasma des Embryosackes seinen höchsten Punkt an den Seiten der Synergiden erreicht. In ihrem oberen Teil liegen die Synergiden offenbar dicht an denjenigen Zellen, die den Eiapparat begrenzen. Diese Beobachtung hat aller Wahrscheinlichkeit nach eine allgemeine Gültigkeit. ASPLUNDs Fig. 37 von *Centranthus macrosiphon* bildet Synergiden ab, die vom Plasma des Embryosackes gänzlich umgeben sind und die gegen die

1) ASPLUND meint, daß NAWASCHINs (1909) Fig. 8 von *Helianthus annuus* einen sich unterhalb der Leiste streckenden Fadenapparat zeigt. Bei dieser Pflanze habe ich jedoch keinen Fadenapparat gesehen. Daß er überhaupt nicht vorhanden ist, geht übrigens daraus hervor, daß die genannte Figur falsch gedeutet worden ist. Der Synergidenkern liegt nämlich in dem was ASPLUND als zum Fadenapparat gehörend aufgefaßt hat.

Regel auch ohne Haken sind. Die Abbildungen eines oder des anderen Verfassers — wie z. B. KIRKWOODs *Momordica charantia* (Fig. 66, rechts auf dem Bilde), NAWASCHINs *Helianthus annuus* (Fig. 8) und ROCÉNs *Spergula arvensis* — scheinen allerdings an die Hand zu geben, daß die Synergiden auch oberhalb der Leiste durch eine Plasmaschicht von den Zellen, die den Embryosack umgeben, isoliert seien. Indessen ist wohl diesen Einzelheiten in der Zeichnung keine allzu große Bedeutung beizulegen, denn die betreffenden Autoren dürften kaum ihre Aufmerksamkeit darauf gehabt haben.

Bei den Compositen hat CHIARUGI, wie gesagt, besonders bemerkenswerte Leistenbildungen beschrieben. So bei *Chrysanthemum alpinum*, wo die Spitze der Synergide in die Mikropyle hineinwächst. Diese Partie wird von dem übrigen Teil der Zelle durch eine tiefe, gürtelförmige Einschnürung abgegrenzt. Bei *Anthemis alpina* (CHIARUGI 1927, S. 745) ist der obere pyramidenförmige Teil der Synergide schließlich nur durch einen schmalen Stiel („un sottile peduncolo") mit seinem Basalteil vereint. Es kann sogar passieren, daß der obere und untere Teil der Synergide vollständig voneinander getrennt werden. Bei *Chrysanthemum alpinum* liegt der Synergidenkern im terminalen Teil der Zelle. CHIARUGI macht geltend, daß die terminalen Teile der Synergiden Stoffe ausscheiden, die auf den Pollenschlauch chemotaktisch einwirken sollen. (Diese Funktion ist ja oft den Synergiden im allgemeinen, obwohl aus recht losen Gründen, zugesprochen worden.) Seine Ansicht wird, meint er, durch die Struktur des Plasmas im Terminalteil („un aspetto tipicamente ghiandolare", „indiscutibilmente ghiandolare") und durch dessen deutlich körnigen Inhalt („l'aspetto di un prodotto di secrezione") unterstützt.

Es mag vielleicht nebenbei hervorgehoben werden, daß die Synergiden bei gewissen Compositen sich in die Mikropyle hinein stark verlängern können, ja — etwas allein Dastehendes —, sich sogar als kräftige Haustorien bei *Calendula*-Arten und *Ursinia anthemoides* entwickeln können[1]). (Siehe DAHLGREN 1924, S. 183 bis 184.)

---

1) SCHÜRHOFF (1927b) hat vor kurzem noch einmal festgestellt, daß es sich bei den genannten Pflanzen so verhält. Er (S. 666) behauptet, daß ich (1924) mich in bezug auf das Synergidenhaustorium bei *Calendula* nur der Meinung CARANOs angeschlossen hätte, „ohne spezielle Untersuchungen nach dieser Richtung ausgeführt zu haben". Diese Behauptung ist jedoch eine reine Phantasie, die ich hiermit habe widerlegen wollen.

Schließen wir einige Compositen aus, deren tiefe Einschnürungen in den Synergiden möglicherweise ein morphologischer Ausdruck verschiedener Funktionen der beiden getrennten Synergidenteile sein können, so sind die Leistenbildungen gewiß ohne jede physiologische Bedeutung, was auch ASPLUND betont hat. Wo sie nicht auf Schrumpfungen beim Präparieren zurückzuführen sind, dürfte ihr Entstehen allein von entwicklungsmechanischen Ursachen bedingt sein. Eine und dieselbe Pflanze kann daher bald mit, bald ohne hakenförmige Leisten auftreten, was aus PACEs (1912) Figuren von *Parnassia* und ASPLUNDs (1920) Fig. 37 und 43 von *Centranthus macrosiphon* hervorgeht. Bei *Zephyranthes texana* hat PACE (1913, S. 378) die betreffenden Bildungen nur ein paarmal gesehen, und HÅKANSSON (1921, S. 213) fand bei *Scizocapsa plantaginea* die Synergiden oft gerundet, oft aber mit einer scharfen Leiste. Bei *Turnera ulmifolia* habe ich Synergiden sowohl mit (Fig. 13) als auch ohne derartige Bildungen gesehen.

Innerhalb gewisser Familien scheinen die Voraussetzungen für ein Entstehen der Synergidenhaken besonders groß zu sein. Wie Dr. E. ASPLUND mir freundlichst mitgeteilt hat, sind diese Bildungen bei sämtlichen von ihm untersuchten Valerianaceen vorhanden. Unter den Labiaten dürften sie nicht selten sein und vielleicht auch nicht unter den Oenotheraceen. Bei Pflanzen der letztgenannten Familie, die ich untersucht habe, fand ich deutliche Hakenbildungen nur bei *Clarkia pulchella* — die Fixierung meines Materials war doch wenig gelungen. Überhaupt ist diesen Bildungen so wenig Aufmerksamkeit gewidmet worden, daß unsere Kenntnisse derselben noch sehr fragmentarisch sind.

Nur ein einziges Mal hat ASPLUND (1920, S. 37) bei *Valeriana phu* eine kleine Leiste an der Eizelle beobachtet. Nach den vorliegenden Untersuchungen zu urteilen, fehlen sonst immer Haken und Leisten an Eizellen.

Uppsala, Botanisches Laboratorium, Juni 1928.

Zitierte Literatur.

ASPLUND, E., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl. 61, 3. 1920. (Auch Diss., Uppsala 1920.)

CHIARUGI, A., Aposporia e apogamia in „*Artemisia nitida*“ Bertol. — Nuovo Giornale Bot. Italiano, N. S. 33. 1926.

—, —, Ricerche sulla embriologia delle *Asteraceae*. — Nuovo Giornale Bot. Italiano, N. S. 34. 1927.

CLAUSEN, J., Chromosome number and the relationship of species in the genus *Viola*. — Annals of Bot., 41. 1927.

DAHLGREN, K. V. O., Studien über die Endospermbildung der Kompositen. — Svensk Bot. Tidskrift, 18. 1924.

GRAF, J., Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Populus*. — Beih. Bot. Centralblatt, 38. Abt. 1. 1921.

GUIGNARD, L., Observations sur les Santalacées. — Ann. sci. nat. Bot. Sér. 7, 2. 1885.

HÅKANSSON, A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Taccaceen. — Bot. Notiser. 1921.

HIMMELBAUR, W., Einige Abschnitte aus der Lebensgeschichte von *Ribes pallidum* O. u. D. — Jahrb. d. Hamburgischen wiss. Anstalten 29. 1911.

HUSS, H. A., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. — Beih. z. Bot. Centralblatt, 20. (Auch Diss. Zürich.) 1906.

ISHIKAWA, M., Studies on the embryo sac and fertilization in *Oenothera*. — Annals of Bot., 32. 1918.

KIRKWOOD, J. E., The comparative embryology of the *Cucurbitaceae*. — Bull. New York Bot. Gard., 3. 1904.

KRATZER, J., Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cucurbitaceen auf Grund ihrer Samenentwicklung. (Mit spezieller Berücksichtigung der Caricaceen, Passifloraceen, Aristolochiaceen und Loasaceen.) — Flora, 110. 1918.

LANGLET, O. I. L., On the embryology of *Adenostyles*. — Svensk Bot. Tidskrift, 19. 1925.

LLOYD, E., The comparative embryology of the *Rubiaceae*. — Mem. Torrey Bot. Club, 8. 1902.

—, —, Development and nutrition of the embryo, seed and carpel in the date, *Phoenix dactylifera* L. — Twenty-first Annual Report of the Missouri Bot. Garden. 1910.

MODILEWSKI, J., Zur Embryobildung von einigen Onagraceen. — Berichte Deutsch. Bot. Ges., 27. 1909.

NAWASCHIN, S., Über das selbständige Bewegungsvermögen der Spermakerne bei einigen Angiospermen. — Österreich. Bot. Zeitschrift, 59. 1909.

PACE, L., *Parnassia* and some allied genera. — Bot. Gaz., 54. 1912.

—, —, Apogamy in *Atamosco*. — Bot. Gaz., 56. 1913.

RENNER, O., Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. — Flora, 107. 1915.

ROCÉN, T., Zur Embryologie der Centrospermen. — Diss., Uppsala 1927.

SCHNARF, K., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten. — Denkschr. d. K. Ak. d. Wiss. in Wien, math.-naturwiss. Kl., 94. 1917a.

—, —, Zur Entwicklungsgeschichte von *Plantago media*. — Sitzungsb. d. K. Ak. d. Wiss. in Wien, math.-naturwiss. Kl. Abt. 1. 126, 10. 1917b.

SCHÜRHOFF, P. N., Zytologische Untersuchungen über *Mentha*. — Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 15. 1927a.

—, —, Synergidenhaustorien der *Calendulae* und *Arctotideae* sowie die systematische Stellung der *Compositae*. — Berichte Deutsch. Bot. Ges., 44. 1927b.

STENAR, H., Embryologische und zytologische Studien über *Limnanthes Douglasii* R. Br. — Svensk Bot. Tidskrift, 19. 1925.

STENAR, H., Zur Embryologie der Asphodeline-Gruppe. Ein Beitrag zur systematischen Stellung der Gattungen *Bulbine* und *Paradisia*. — Svensk Bot. Tidskrift, 22. 1928.

STOLT, H., Zur Embryologie der Gentianaceen und Menyanthaceen. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl., 61, 14. 1921. (Auch Diss., Uppsala 1921.)

STRASBURGER, E., Über Befruchtung und Zelltheilung. — Jena 1878.

—, —, Zu *Santalum* und *Daphne*. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 3. 1885.

WATKINS, A. E., Genetic and cytological studies in wheat. II. — Journ. of Genetics, 15. 1925.

Figurenerklärung zu Tafel XIII.

Fig. 1. *Santalum album.* (Nach GUIGNARD.)
Fig. 2. *Actaea spicata.* (Nach HUSS.)
Fig. 3. *Parnassia palustris.* (Nach PACE.)
Fig. 4. *Heuchera brixoides.* (Nach PACE.)
Fig. 5. *Oenothera pycnocarpa.* (Nach ISHIKAWA.)
Fig. 6. *Stachys silvatica* (Nach SCHNARF.)
Fig. 7. *Circaea quadrisulcata.* (Nach ISHIKAWA.)
Fig. 8. *Oenothera nutans.* (Nach ISHIKAWA.)
Fig. 9. *Plantago media.* (Nach SCHNARF.)
Fig. 10 *Valeriana officinalis.* (Nach ASPLUND.)
Fig. 11. *Centranthus macrosiphon.* (Nach ASPLUND.)
Fig. 12. *Hyptis pectinata.* a bei höherer, b bei tieferer Einstellung. (Original.) Vergr. 680
Fig. 13. *Turnera ulmifolia* (Original.) Vergr. 400.
Fig. 14. *Helianthus annuus.* (Original.) Vergr. 400.
Fig. 15. *Houstonia coerulea.* (Nach LLOYD)
Fig. 16. *Cucurbita pepo.* (Nach KIRKWOOD.)

---

47. Alb. Frey: Über die Intermicellar-Räume der Zellmembranen.

(Mit 6 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 21. Juni 1928. Vorgetragen in der Junisitzung.)

Die Anschauungen, welche NÄGELI in seiner Micellartheorie über den Aufbau der „organisierten Substanzen“ (= Kolloide im Gelzustande) entwickelt hat, konnten für die disperse Phase der Zellmembranen weitgehendst bestätigt werden (5). Auf röntgenometrischem (8, 18) und polarisationsoptischem Wege (3, 4) ist gezeigt worden, daß die Zellulosemembran aus kristallinen Teilchen (= Micelle), die länglich und mit Eigendoppelbrechung versehen sind, aufgebaut ist. Über Art, Verteilung und prozentualen Anteil des Dispersionsmittels in den Membranen konnte dagegen bis jetzt nichts Bestimmtes ausgesagt werden. Nach der Theorie NÄGELIs bestehen in den imbibierten Membranen zwischen den einzelnen Micellen „Interstitien“, die mit der Imbibitionsflüssigkeit angefüllt sind, während im lufttrockenen Zustande sich die Micelle bis zur Berührung nähern (14—16). Die Quellung der Membranen in Wasser rührt nach NÄGELI daher, daß die Affinität der Micelle zu Wasser größer ist als zueinander. Die Anziehungskraft eines Micells zu den Wassermolekülen soll aber mit einer höheren Potenz des Abstandes abnehmen, als diejenige zu den benachbarten Micellen; die Micelle weichen daher nicht unbegrenzt auseinander, sondern es stellt sich ein Gleichgewicht ein (= Quellungsmaximum). Es soll untersucht werden, ob die Anschauungen NÄGELIs über die „Interstitien“, die wir als intermicellare Räume bezeichnen wollen, zu Recht bestehen.

1. Messung des prozentualen Anteiles der intermicellaren Räume am Aufbau der Zellulosefaser.

a) Theoretische Grundlage.

Wie erwiesen ist, bestehen die Zellwände der Fasern (oder besser gesagt ihre mikroskopisch eben noch auflösbaren Fibrillen) aus länglichen, doppelbrechenden Teilchen, deren Durchmesser und Abstände submikroskopisch, also kleiner als 0,1 μ sind (Abb. 1). Die Dicke der anisotropen Faserwandung d_a ist gleich der Summe der Micelldurchmesser Σd_m + der Summe der intermicellaren Räume Σd_i.

$$d_a = \Sigma d_m + \Sigma d_i. \qquad (I)$$

Mit Hilfe der Doppelbrechung kann die Summe der Micelldurchmesser Σd_m bestimmt und daraus nach (I) diejenige der intermicellaren Räume Σd_i berechnet werden.

Die grundlegende Formel für die Doppelberechnung einer anisotropen Schicht (1) lautet:

$$n_\gamma - n_\alpha = \frac{\gamma \cdot \lambda}{d}. \quad \text{(II)}$$

Dabei bedeuten n_γ und n_α die beiden Hauptbrechungsindices der anisotropen Schicht; ihre Differenz $n_\gamma - n_\alpha$ wird als die Stärke der Doppelbrechung bezeichnet. $\gamma \cdot \lambda$ ist der Gangunterschied, den die nach den beiden Hauptbrechungsindices n_γ und n_α polarisierten

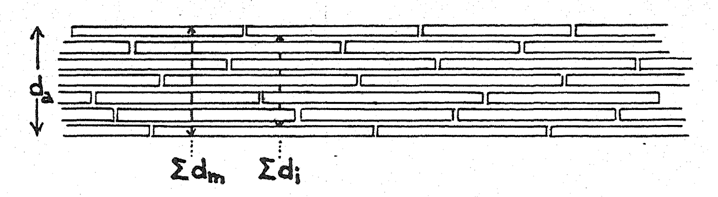


Abb. 1. Schematische Darstellung des micellaren Aufbaues der Zellwände. d_a = Dicke der anisotropen Schicht. Σd_m = Summe der Micell-Dicken. Σd_i = Summe der Durchmesser der Intermicellar-Räume.

Lichtwellenzüge beim Durchqueren der anisotropen Schicht erleiden (γ = Phasendifferenz, λ = Wellenlänge der verwendeten Lichtart) und d ist die Dicke der doppelbrechenden Schicht.

Als Dicke der anisotropen Schicht kommt nur die Summe der Micelldurchmesser Σd_m in Betracht, da die dazwischen liegenden Räume isotrop sind. (II) geht daher über in

$$n_\gamma - n_\alpha = \frac{\gamma \lambda}{\Sigma d_m}. \quad \text{(IIa)}$$

Die Summe der Micelldurchmesser beträgt daher:

$$\Sigma d_m = \frac{\gamma \lambda}{n_\gamma - n_\alpha}. \quad \text{(III)}$$

Um Σd_m zu erhalten, müssen wir also die Größen der rechten Seite der Gleichung kennen. n_γ und n_α wurden in einer früheren Arbeit (4) nach der Immersionsmethode an Fasern sechs verschiedener Textilpflanzen gemessen, woraus sich die Stärke der Doppelbrechung $n_\gamma - n_\alpha$ wie folgt ergibt:

$$n_\gamma = 1{,}594_4 \pm 0{,}0001_4$$
$$n_\alpha = 1{,}532_7 \pm 0{,}000_4$$
$$n_\gamma - n_\alpha = 0{,}061_7 \pm 0{,}000_5$$

γ läßt sich sehr genau messen und λ ist durch die Lichtquelle gegeben. Σd_m muß dann mit der beobachteten Faserdicke d_a verglichen werden. Vor allem wird es interessant sein, die Größe Σd_m bei der Quellung der Faser in Wasser und bei der darauffolgenden Entquellung durch Eintrocknenlassen zu verfolgen.

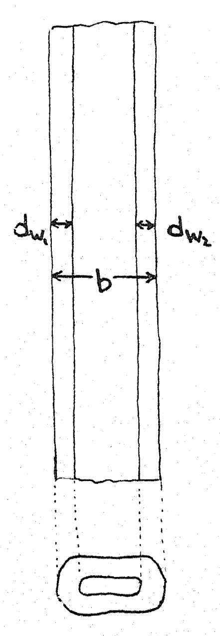


Abb. 2. Aufsicht und Querschnitt der Ramiefaser (schematisch). d_{w_1}, d_{w_2} = Dicke der Zellwand. b = Breite der Faser.

b) Methodik.

Zur Messung vom Gangunterschied $\gamma\lambda$ wurde der Kompensator von SÉNARMONT gewählt (der durch Einschalten eines $\frac{1}{4}$-λ-Glimmerplättchens in ein Polarisationsmikroskop mit drehbarem Analysator erhalten wird), mit dem eine Meßgenauigkeit von einigen $\mu\mu$ erreicht werden konnte. Es lassen sich so die geringsten Schwankungen des Gangunterschiedes nachweisen. Theorie und Handhabung dieses Kompensators siehe (**1**, S. 63.) Als monochromatische Lichtquelle wurde eine Na-Mikroskopierlampe ($\lambda_{Na} = 589\ \mu\mu$) mit einem $K_2Cr_2O_7$-Filter gebaut (**11**).

Zur Untersuchung gelangten Fasern der Ramie *(Boehmeria tenacissima)*. Die Dicke der Faserwandung wurde mit dem Okular-

mikrometer auf dem optischen Schnitt gemessen. Auf Grund des Faserquerschnittes, der zeigt, daß die Membran rundherum ungefähr gleich dick ist, beträgt dann die vom polarisierten Lichte passierte anisotrope Schicht:

$$d_a = d_{w_1} + d_{w_2}. \qquad \text{(IV)}$$

Gleichzeitig wurde auch immer die Breite $\mathfrak{b}$ der Faser gemessen, da $\mathfrak{b}$ beim Quellen wesentlich größere und daher genauer meßbare Veränderungen erleidet (Abb. 2).

Da sich die Fasern beim Befeuchten leicht drehen, wurden sie über Objektträger gespannt und an beiden Enden mit einem Tröpfchen Kanadabalsam befestigt (Abb. 3k). Die so hergestellten Präparate wurden numeriert.

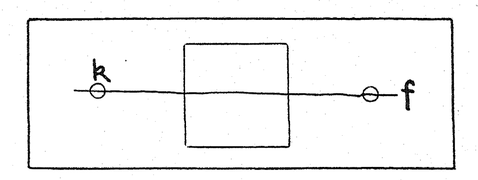


Abb. 3. Befestigung der Faser auf dem Objektträger, um ein Drehen während der Quellung zu vermeiden. f = Fasern. k = Kanadabalsam-Tropfen.

Das Zuführen der Einschlußflüssigkeit geschah unter dem Deckglas. Beobachtet wurde immer genau dieselbe Stelle der Faser, da d_a und γ an verschiedenen Stellen der Faser zu stark variieren. Es wurde daher vornehmlich mit vollständig verdunstenden Einschlußflüssigkeiten gearbeitet, so daß das Präparat auf dem gut zentrierten Kreuztisch nie verschoben werden mußte.

c) Meßergebnisse.

Die Meßergebnisse sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Die erste Rubrik gibt die mit dem Kompensator gemessenen Gangunterschiede $\gamma\lambda$ in $\mu\mu$ mit ihren mittleren Fehlern aus je vier Messungen. Die Meßfehler schwanken zwischen 1,5 und 6,3 $\mu\mu$. Die zweite Rubrik enthält die mit dem Mikrometer laut (IV) gemessenen Dicken der anisotropen Schicht d_a. Σd_m ist die nach (III) berechnete Summe der Micelldicken, welche in der vierten Rubrik in % der Faserwanddicke d_a ausgedrückt ist. Die Messungen wurden in absolutem Alkohol, destilliertem Wasser und, soweit es möglich war, auch in Luft ausgeführt.

Tabelle 1.

Prozentualer Anteil von Micellen und intermicellaren Räumen in Ramiefasern.

Faser Nr.	in Alkohol (n = 1,36)				in Wasser (n = 1,33)				in Luft (n = 1,00)			
	$\gamma\lambda$ in $\mu\mu$	d_a in μ gemessen	Σd_m in μ berechnet	Σd_m in % von d_a	$\gamma\lambda$ in $\mu\mu$	d_a in μ gemessen	Σd_m in μ berechnet	Σd_m in % von d_a	$\gamma\lambda$ in $\mu\mu$	d_a in μ gemessen	Σd_m in μ berechnet	Σd_m in % von d_a
I	*896* ± 3,2	14,6	14,5	99,4	*867* ± 3,9	15,7	14,0	89,3				
II	*1226* ± 5,5	19,9	19,9	100,0	*1163* ± 6,3	21,4	18,5	86,5	*1216* ± 1,5	19,9	19,7	99,2
III	*1189* ± 2,8	19,6	19,3	98,5	*1187* ± 2,3	21,3	19 2	90,3				
IV	*1014* ± 5,6	16,8	16,4	97,7	*991* ± 2,9	19,0	16,1	84,8	*1026* ± 5,5	16,8	16,6	98,7
V	*679* ± 3,3	11,2	11,0	98,2	*672* ± 2,9	12,3	10,9	88,7	*683* ± 3,6	11,2	11,1	99,2
VI	*681* ± 2,9	11,2	11,0	98,2	*664* ± 3,3	12,3	10,6	86,2	*671* ± 2,3	11,2	10,9	97,5
Mittel Σd_m				**98,7 ± 0,4**				**87,6 ± 1,0**				**98,6 ± 0,4**
Mittel Σd_i				**1,3 ± 0,4**				**12,4 ± 1,0**				**1,4 ± 0,4**

$\gamma\lambda$ = gemessener Gangunterschied.
d_a = Dicke der anisotropen Schicht [Faserwandung s. (IV)].
Σd_m = **Summe der Micelldicken nach (III) aus $\gamma\lambda$ berechnet.**
Σd_i = „ „ **Durchmesser der intermicellaren Räume in % von d_a.**

Wie aus Tabelle 1 ersichtlich ist, beträgt die Summe der Micelldicken Σd_m in Alkohol und Luft fast 99 % der Membrandicke d_a, so daß für die gesuchten intermicellaren Räume nur etwa 1 % der Faserwanddicke übrigbleibt. Der mittlere Fehler von $\pm$ 0,4 % ist so groß, daß diesem einen Prozent keine zu große Bedeutung zugemessen werden darf. Es geht daher aus den Messungen hervor, daß sich die Micelle der Zellmembranen in absolutem Alkohol und im lufttrockenen Zustande ungefähr bis zur Berührung nähern. Im Wasser dagegen beträgt die Summe der Micelldicken Σd_m nur 87,6 $\pm$ 1,0 % der Wanddicke d_a, so daß für die intermicellaren Räume 12,4 $\pm$ 1,0 % übrigbleiben. Im wassergequollenen Zustande wird also mehr als 10 % der Wanddicke von wassererfüllten Räumen eingenommen.

d) Doppelbrechungsausfall.

Die Einlagerung von Wasser zwischen die Micelle muß die Stärke der Doppelbrechung $n_\gamma - n_\alpha$ der Faser herabsetzen. In der Tat erhält man einen kräftigen Doppelbrechungsausfall, wenn man nach (II) den Gangunterschied $\gamma\lambda$ durch die direkt gemessene Dicke der Faserwand d_a dividiert.

Tabelle 2.

Stärke der Doppelbrechung	$n_\gamma - n_\alpha$ Mittel der gemessenen Ramiefasern I—IV
in Alkohol	0,0609 $\pm$ 0,0002
in Wasser	0,0544 $\pm$ 0,0005
in Luft	0,0610 $\pm$ 0,0002

Man erkennt, daß sich die Stärke der Doppelbrechung $n_\gamma - n_\alpha$ der ungequollenen Faser innerhalb der Fehlergrenzen ungefähr mit der früher direkt gemessenen Differenz $n_\gamma - n_\alpha = 0{,}0617 \pm 0{,}0005$ deckt, während die Stärke der Doppelbrechung der gequollenen Faser durch die Wassereinlagerung beträchtlich zurückgegangen ist.

e) Quellung.

Wenn die Micelle bei der Quellung ihre parallele Stellung völlig beibehalten, muß der Gangunterschied $\gamma\lambda$ der ungequollenen und gequollenen Faser gleich bleiben. Wie man aber aus Tabelle 1 ersieht, ist der Gangunterschied $\gamma\lambda$ der mit Wasser imbibierten Fasern durchweg etwas geringer als in Alkohol und Luft. Es

bestehen zwar auch Meßunterschiede zwischen den Gangunterschieden in Alkohol und Luft; diese liegen aber innerhalb des Bereiches der Meßgenauigkeit (das Mittel der Abweichungen $\gamma\lambda_{\mathrm{Alkohol}} - \gamma\lambda_{\mathrm{Luft}}$ beträgt $- 1{,}0 \pm 2{,}8$ $\mu\mu$), während $\gamma\lambda$ im Wasser tatsächlich kleiner wird (Mittel der Abweichungen $\gamma\lambda_{\mathrm{Alkohol}} - \gamma\lambda_{\mathrm{Wasser}} = - 23{,}5 \pm 2{,}3$ $\mu\mu$, d. h. 2—3½ % der gemessenen Gangunterschiede; vgl. Tab. 1).

Die Abweichung des Gangunterschiedes $\gamma\lambda$ in Wasser von demjenigen in ungequollenem Zustande ist zu gering, als daß sie durch Einlagerung des Quellungswassers (ca. 18 Gewichts-% nach unveröffentlichten Messungen) in die Zellulosemicelle erklärt werden könnte. Diese Messungen dürfen daher als indirekter Beweis dafür gelten, daß das Quellungswasser nicht in, sondern zwischen die Micelle eingelagert wird, wie es bereits KATZ (**10**) auf Grund seiner röntgenometrischen Untersuchungen gequollener Fasern vermutet hat. Die Tatsachen, welche für die tatsächliche Existenz intermicellarer Räume sprechen, häufen sich so immer mehr.

Das schwache Sinken des Gangunterschiedes $\gamma\lambda$ in Wasser muß daher durch eine geringe Desorientierung der Micelle gegenüber der maximal parallelen Anordnung im ungequollenen Zustande erklärt werden.

Quillt man eine Faser stärker mit Zinkchlorid, so sinkt der Gangunterschied $\gamma\lambda$ weiter, wie aus Messungen an Faser II hervorgeht (Tab. 3):

Tabelle 3.

Faser II in	Alkohol	Luft	Wasser	20 % $ZnCl_2$	100 % $ZnCl_2$
d_a in μ	19,9	19,9	21,4	21,7	22,9
$\gamma\lambda$ in $\mu\mu$	1226±5,5	1216±1,5	1163±6,3	1148±3,4	1093±5,2
$n_\gamma - n_\alpha$	0,0616±0,0003	0,0611±0,0001	0,0544±0,0003	0,0528±0,0001	0,0478±0,0002

Hier ist wiederum die Annahme am wahrscheinlichsten, daß mit steigendem Quellungsgrade die Desorientierung der Micelle wächst und so der Gangunterschied $\gamma\lambda$ geschwächt wird. Auch diese Anschauung wird durch die Röntgenaufnahmen von KATZ (**10**) gestützt, nach welchen bei stark gequollenen Fasern die Interferenzpunkte der Diagramme als Zeichen der Desorientierung andeutungsweise zu verschwommenen Sicheln ausgezogen werden.

Abb. 4 gibt die Verhältnisse, in % umgerechnet, graphisch wieder. Man erkennt, daß die Stärke der Doppelbrechung $n_\gamma - n_\alpha$ prozentual viel stärker abnimmt als der Gangunterschied $\gamma\lambda$.

f) Stäbchendoppelbrechung.

Es wurde untersucht, ob sich mit der großen Meßgenauigkeit des Kompensators von SÉNARMONT in der Ramiefaser Stäbchen-

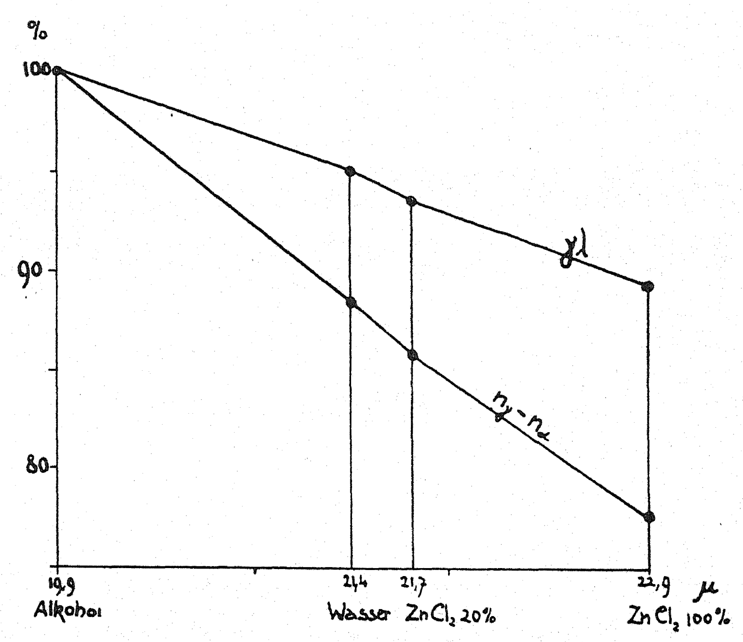


Abb. 4. Sinken des Gangunterschiedes $\gamma\lambda$ und der Stärke der Doppelbrechung $n_\gamma - n_\alpha$ bei der Quellung von Faser II. Abszisse: Dicke der Wandung d_a in μ. Ordinaten: Gangunterschied $\gamma\lambda$ und Stärke der Doppelbrechung $n_\gamma - n_\alpha$ in % der Werte im ungequollenen Zustand. Der Gangunterschied $\gamma\lambda$ sinkt infolge der Desorientierung der Micelle, die Stärke der Doppelbrechung $n_\gamma - n_\alpha$ dagegen infolge des Sinkens von $\gamma\lambda$ und der Dickenzunahme der anisotroden Schicht d_a.

doppelbrechung nachweisen lasse. Nach den Gesetzen der Stäbchendoppelbrechung müßte der Gangunterschied $\gamma\lambda$ beim Einbetten der Faser in Imbibitionsflüssigkeiten von variablem Brechungsindices n, mit steigendem n sinken, ca. bei $n = 1{,}54$[1]) ein Minimum erreichen und nachher wieder ansteigen. Wie aus folgender Tabelle 4 hervorgeht, läßt sich eine solche Variation nicht nachweisen; die vorhandenen Unterschiede fallen innerhalb des Bereiches des Meßfehler.

1) Falls die Faser wie bei unseren Messungen parallel zur Schwingungsebene des Polarisacars steht.

Tabelle 4.

Fasern in	Luft n = 1,00	Wasser n = 1,33	Alkohol n = 1,36	Benzol n = 1,51	Schwefel-kohlenstoff n = 1,62
$\gamma\lambda$ in $\mu\mu$	666 ± 2,0	659 ± 3,3	662 ± 3,2	665 ± 2,7	660 ± 3,1

Mit den gewählten Imbibitionsflüssigkeiten konnte also bei der Ramiefaser entgegen den Beobachtungen von MÖHRING (13) mit Wasser, Alkohol, Benzylalkohol, Glyzerin und Anilin keine Stäbchendoppelbrechung nachgewiesen werden.

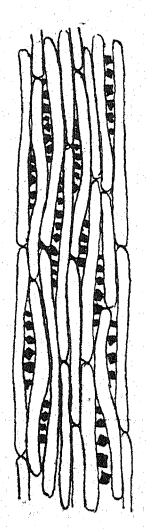


Abb. 5. Einlagerung der Silberkriställchen (schwarz) zwischen die Micelle bei der dichroitischen Silberfärbung.

g) Natur der intermicellaren Räume.

Aus den Messungen geht hervor, daß der relative Anteil der intermicellaren Räume auf den Durchmesser wassergequollener Fasermembranen etwa 12 % beträgt. Über ihre absolute Größe läßt sich aber auf dem eingeschlagenen Wege nichts aussagen. Dagegen konnte früher auf Grund der Röntgenanalyse von Silberkriställchen, die in der Membran entstanden waren, wahrscheinlich gemacht werden, daß die intermicellaren Räume Durchmesser von der Größenordnung 10^{-6} cm besitzen müssen (6). Da sich die Micelle im entquollenen Zustande der Faser bis zur Berührung nähern, muß man sich die Einlagerung des Silbers in der trockenen Membran wie in Abb. 5 vorstellen. Den Micellen muß demnach eine gewisse Biegsamkeit zukommen.

2. Beziehungen der intermicellaren Räume zur Verholzung.

a) Verhalten der Doppelbrechung bei der Verholzung.

Da der Kompensator von SÉNARMONT so feine Gangunterschiede messen läßt, wurde versucht, eine Änderung der Doppelbrechung bei der Verholzung nachzuweisen, um so einen Einblick in den Vorgang der Lignifizierung zu erhalten. Zu dieser Untersuchung wurden genau gleich dicke Schnitte durch reinzellulosische und verholzte Zellen von gleichem Bau benötigt, um die Doppelbrechung beider Zellarten miteinander vergleichen zu können.

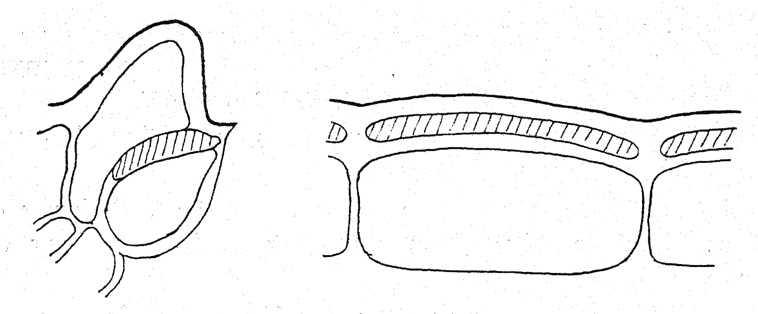


Abb. 6. a) Ligninplatte in der Schließzelle von Ginkgo (schematisch). b) Kutinplatten in den Epidermiszellen des Aucuba-Stengels (schematisch). Die Einlagerungen sind schraffiert. Während das Kutin die positive Doppelbrechung der Zellulose in eine negative umkehrt, verändert die Lignin-Einlagerung den Gangunterschied der Membran nicht.

Da selbst im nämlichen Gewebe die Schnittdicke nebeneinanderliegender, verholzter und unverholzter Zellen im allgemeinen nicht genau gleich groß ausfällt, weil die beiden Zellarten dem Messer einen verschiedenen Widerstand entgegensetzen, wurden als Untersuchungsobjekte Zellulosemembranen mit eingelagerten Ligninpartien gewählt. Solche Membranen liefern die Spaltöffnungen der Koniferen Nadeln (*Pinus* usw.) (17). Abb. 6a zeigt eine Spaltöffnung von *Ginkgo biloba* mit ihren Ligninplatten.

Es stand zu erwarten, daß diese Ligninplatten eine von den reinzellulosischen Partien verschiedene Doppelbrechung aufwiesen, da ja früher bei Einlagerung von Kutinplatten in die Zellulose so markante Unterschiede gefunden worden sind (Abb. 6b). Während aber die Kutineinlagerungen optisch negativ reagieren, also die positive Doppelbrechung der Zellulose umkehren, konnte bei den Lignineinlagerungen keine Spur einer Veränderung der Doppel-

brechung gegenüber den rein zellulosischen Partien nachgewiesen werden. Man muß daraus schließen, daß das Lignin amorph zwischen die doppelbrechenden Zellulosemicelle eingelagert wird.

b) Quellung der Membran bei der Verholzung.

Verschiedentlich ist schon darauf hingewiesen worden, daß sich die Zellulosemembranen plötzlich verholzen und dabei auf einmal stark verdickt erscheinen. Hin und wieder läßt sich das in der Nähe des Kambiums nachweisen (2, 12), ganz besonders schön aber im Diskus von jungen Früchten der Birne (*Pirus communis*), wo neben zellulosischen Zellen, die als Anzeichen der zu erwartenden Verholzung bereits getüpfelt sind, ganz unvermittelt 2—4mal so dickwandige Steinzellen auftreten. Umgekehrt haben ALEXANDROW und DJAPARIDZE nachgewiesen, daß sich bei der Entholzung der Steinzellen der Quitte die Membranen um ein Mehrfaches ihrer ursprünglichen Dicke verdünnen (2).

Es muß daraus geschlossen werden, daß die Verholzung der Zellmembranen im allgemeinen mit einer starken Quellung verbunden ist.

Da sich nach Messungen an Koniferenspaltöffnungen der Gangunterschied nicht ändert, muß angenommen werden, daß das Lignin wie das Quellungswasser amorph zwischen die Micelle in die intermicellaren Räume eingelagert wird und so die Membran zum Quellen bringt. Diese Quellung durch Lignin darf als irreversible bezeichnet werden, da bis jetzt nur in sehr seltenen Fällen (2) eine Entholzung der lignifizierten Zellen beobachtet werden konnte.

c) Theorie der Verholzung.

Die Auffassung der Verholzung als Quellung läßt einen neuen Gesichtspunkt für die Theorie der Verholzung geltend machen: Man kann die Verholzung, d. h. das starke irreversible Quellen der Membranen nach dem Prinzip von LE CHATELIER als eine Reaktion gegen starken Druck auffassen. In der Tat treten in der jungen Pflanze die ersten Verholzungserscheinungen in den Verdickungsleisten der primären Tracheiden und Gefäße auf, die durch den Turgor der Zellen des Grundgewebes einem starken seitlichen Druck ausgesetzt sind. Ferner verholzen sich die sekundären Xylemelemente, die einem mechanischen Druck unterliegen, viel intensiver (Druckholz) als solche, die einem mechanischen Zuge unterworfen sind (Zugholz); bei den Laubhölzern kann im Zugholze die Lignifizierung der Fasern sogar fast ganz unter-

bleiben (9, 9a). Es wird so auch verständlich, daß die Wasserpflanzen, in deren Organen infolge des Auftriebes durch die Schwerkraft so gut wie keine mechanischen Druckkräfte hervorgerufen werden, im allgemeinen unvergleichlich weniger stark verholzen als Landpflanzen.

Zusammenfassung.

Wie bereits NÄGELI behauptet hatte, nähern sich im lufttrockenen Zustande sowie in absolutem Alkohol die Micelle von Zellulosefasern ungefähr bis zur Berührung. Die ausgearbeitete optische Methode ergibt in diesen Fällen ca. 1 % der Membrandicke, d. h. einen Wert, der kaum über der Grenze der Meßgenauigkeit liegt. In der wassergequollenen Ramiefaser dagegen nehmen die intermicellaren Räume ca. 12 % der Wanddicke ein. Durch die Quellung in Wasser erleiden die Micelle eine schwache, eben noch meßbare Desorientierung gegenüber der maximal parallelen Richtung im trockenen Zustande; durch Anwendung stärkerer Quellungsmittel ($ZnCl_2$) wird die Abweichung von der Parallelordnung bedeutend größer und leicht nachweisbar.

Die Messungen zeigen, daß die Verholzung ohne Einfluß auf die Anisotropie der Membran bleibt, und erlauben festzustellen, daß die Einlagerung von Lignin wie diejenige von Wasser als eine Quellung bezeichnet werden muß. Es wird die Vermutung ausgesprochen, daß die Verholzung, die als irreversible Quellung charakterisiert wird, nach dem Prinzip von LE CHATELIER als Reaktion gegen starke äußere Druckwirkungen aufzufassen sei.

Pflanzenphysiologisches Institut der E. T. H. Zürich,
Juni 1928.

Zitierte Literatur.

(1) AMBRONN und FREY, Das Polarisationsmikroskop. Leipzig 1926.
(2) ALEXANDROW und DJAPARIDZE, Über das Entholzen und Verholzen der Zellhaut. Planta 4, 467 (1927).
(3) FREY, A., Die submikroskopische Struktur der Zellmembranen. Jahrb. wiss. Bot. 65, 195 (1926).
(4) —, —, Das Brechungsvermögen der Zellulosefasern. AMBRONN - Festschrift. Koll. Beih. (1926), S. 40.
(5) —, —, Der heutige Stand der Micellartheorie. Ber. Deutsche Botan. Ges. 44, 564 (1926).
(6) —, —, Der submikroskopische Feinbau der Zellmembranen (Referat). Naturwissenschaften 15, 760 (1927).

(7) FREY, A., Das Wesen der Chlorzinkjodreaktion und das Problem des Faserdichroismus (Habilitationsschrift). Jahrb. wiss. Bot. 67, 597 (1927).
(8) HERZOG und JANCKE, Ber. Deutsch. chem. Ges. 53, 2163 (1920).
(9) JACCARD, P., Anatomische Struktur des Zug- und Druckholzes bei wagerechten Ästen von Laubhölzern. Vierteljahrsschrift der Naturforsch. Ges. Zürich 62, 303 (1917).
(9a) JACCARD und FREY, Einfluß von mechanischen Beanspruchungen auf die Micellarstruktur und Verholzung der Zug- und Druckelemente der Bäume beim Dickenwachstum. Jahrb. wiss. Bot. 68, 844 (1928).
(10) KATZ, I. R., Quellung. Ergebnisse der exakten Naturwissenschaften, Bd. 3, S 316. Berlin 1924.
(11) KÖHLER, A., Zeitschr. f. wiss. Mikr. 37, 200 (1920).
(12) KOSTYTSCHEW, S., Der Bau und das Dickenwachstum der Dikotylenstämme. Beih. bot. Zentralbl. 40 (I), 295 (1924).
(13) MÖHRING, A., Beiträge zur Frage nach dem Wesen der Doppelbrechung der organisierten Substanz. Wissenschaft u. Industrie 1, 55, 65, 90 (1922).
(14) NÄGELI und SCHWENDENER, Das Mikroskop. Leipzig 1877.
(15) NÄGELI, C., Theorie der Gärung. München 1879.
(16) —, —, Mechanisch physiologische Theorie der Abstammungslehre (Anhang über Molekularkonstitution). München 1884.
(17) PORSCH, O., Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905.
(18) SCHERRER, P. ZSIGMONDYs Kolloidchemie, 3. Aufl., S. 208 (1920).

48. G. v. Ubisch: Zur Entwicklungsgeschichte von Taonia atomaria Ag.

(Mit Tafel XIV und 6 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 12. Juli 1928. Vorgetragen in der Julisitzung.)

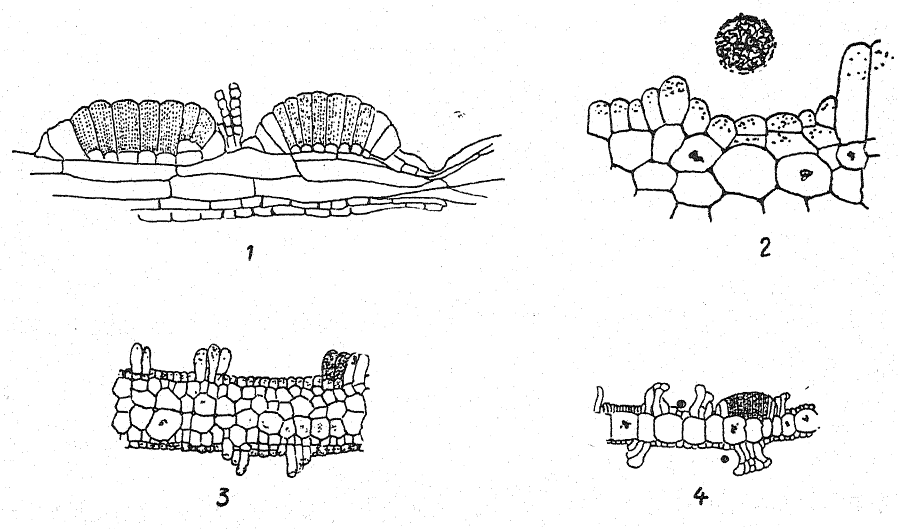
Während es bei *Dictyota dichotoma* zu jeder Zeit, an jedem Ort, wo die Alge überhaupt zum Fruktifizieren kommt, leicht ist, Geschlechts- und Tetrasporenpflanzen zu finden[1]), sollen nach den Angaben aus der Literatur die Tetrasporenpflanzen bei ihrer nahen Verwandten *Taonia atomaria* so überwiegen, daß in Neapel, wo die Alge sehr häufig in üppigen Exemplaren vorkommt, überhaupt noch nie männliche Exemplare gefunden worden sind [FUNK 1927 (2)] und weibliche Pflanzen, wie es scheint, nur einmal von REINKE (7) im Jahre 1878. In England, wo WILLIAMS (9) seine ausgezeichneten Arbeiten über die Dictyotaceen schrieb, wurden zwar im ersten Jahre der Untersuchung — 1897 — männliche Pflanzen gefunden: stellt doch WILLIAMS die Form und Beweglichkeit der Spermatozoiden fest. In späteren Arbeiten über denselben Gegenstand — 1904 und 1905 — klagt er aber darüber, daß er nicht eine einzige Geschlechtspflanze habe finden können, während die Tetrasporenpflanzen häufig seien. Da nun *Taonia* eine normale Reduktionsteilung habe ebenso wie *Dictyota*, so wäre ein regelmäßiger Generationswechsel doch wahrscheinlich. Er nimmt daher an, daß ihm einige vorhandene Geschlechtspflanzen entgangen sein könnten. Unter demselben Gesichtspunkt ist die Frage auch in dem eben erschienenen Buch von H. KNIEP (4): die Sexualität der niederen Pflanzen (Seite 282) ausführlich besprochen, wenn auch die zweite Möglichkeit, Ausfall der Reduktionsteilung bei Bildung der Sporen, zur Diskussion gestellt wird. Immerhin wird man es vorziehen, wenn man ohne solche Hilfsannahmen auskommen kann. Die einzige neuere Notiz über das Vorkommen von männlichen und weiblichen Geschlechtspflanzen, die ich finden konnte, stammt von TECHET (9): Über die Algenvegetation des Triester Golfes. Hier gibt der Verfasser an, daß im September Antheridien und Oogonien gefunden wurden, versieht dagegen das Auftreten der Sporangien mit einem Fragezeichen.

1) Nach meinen diesjährigen Untersuchungen scheinen in Herlö bei Bergen in Norwegen die Verhältnisse für *Dictyota* nicht so einfach zu liegen.

Unter diesen Verhältnissen war es für mich von großem Interesse, als die einzige *Taonia atomaria*, die sich unter dem *Dictyota dichotoma*-Material befand, das wir im April 1927 zu Kurszwecken aus Neapel erhielten, eine sehr kräftig entwickelte männliche Pflanze war. Die Pflanze war Ende April gesammelt worden, und da ich feststellen wollte, ob es sich um einen Zufallstreffer handele, erbat ich mir von der Zoologischen Station in Neapel Material von den Standorten, die aus Funks (2) Algenwerk für *Taonia* bekannt sind. Für die sorgfältige, freundliche, zweimalige Übersendung sage ich auch hiermit der Station meinen herzlichsten Dank. Das mir fixiert übersandte Material von 4 Standorten ergab Ende April in 50% der Fälle männliche Pflanzen. Ende Juni ließ ich an genau denselben Stellen wieder fischen und erhielt nun keine männlichen Pflanzen mehr. Meine Vermutung, daß die Geschlechtspflanzen von *Taonia* im frühen Frühling, vielleicht dann wieder im Herbst, dazwischen aber Tetrasporenpflanzen vorkommen, wurde dadurch bestätigt. Da *Taonia* wohl ebenso wie *Dictyota* nach den Angaben von Williams (9b) einjährig ist, wird man annehmen, daß die Pflanzen bald nach der Fruktifikation zu Grunde gehen. Diese und ähnliche Fragen hoffe ich nächsten Frühling in Neapel entscheiden zu können. Heute möchte ich mich darauf beschränken, die Entwicklung der Antheridien wiederzugeben, von denen nur eine kurze Beschreibung mit etwas schematisierten Zeichnungen von Sauvageau (8) vorliegt, deren Richtigkeit ich im übrigen durchaus bestätigen kann. Die Abbildung, die Reinke in seinem Algenwerk über die Dictyotaceen des Golfes von Neapel gibt, stammt von einer anderen Art, *Taonia Solieri* (da er, wie oben erwähnt, in Neapel keine männliche Pflanze von *Taonia atomaria* finden konnte), nach Derbès (1) und entspricht den Verhältnissen in keiner Weise.

Ich habe die Entwicklung des männlichen Sorus in einer Reihe von Mikrophotogrammen und Zeichnungen wiedergegeben. Tafel XIV Fig. 1 zeigt die Anordnung des Sorus auf dem Thallus in ganz schwacher Vergrößerung. *Taonia* ist bekanntlich durch Querbinden charakterisiert, die mehr oder weniger regelmäßig in Zickzacklinien den Thallus durchziehen: sie bestehen aus Haaren, die im Alter abfallen. Die Sori bilden sich auf beiden Seiten dieser Haarleisten, die, wie Mikroph. 1 zeigt, 3—4schichtig sind. Die hier wiedergegebenen Sori sind noch in einem früheren Stadium der Entwicklung: jede Zelle ist erst in vier Tochterzellen geteilt. Außer diesen Sori finden sich auch solche, die unregelmäßig zwischen den Haarleisten verteilt sind. Die Sori stehen, wie bei *Dictyota*,

auf beiden Seiten des Thallus. Betrachtet man die einzelnen Sori, so sehen sie denen von *Dictyota* ungemein ähnlich, wäre nicht der meist 6schichtige Thallus (siehe Textf. 3 im Vergleich zu Textf. 4, die von *Dictyota* stammt), so würde man sie leicht verwechseln können. Auf zwei Unterschiede möchte ich aber aufmerksam machen. Wir finden einmal bei *Dictyota*, welche eine strenge Periodizität der Entwicklung hat, auf einem Exemplar, ja auf allen Exemplaren desselben Standortes zur selben Zeit nur



Textfiguren 1—4.

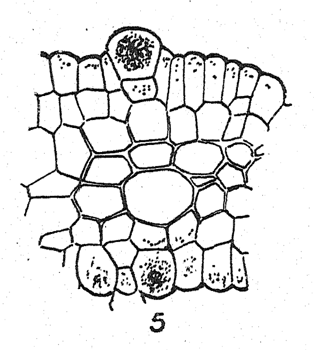
sehr annähernd gleiche Stadien der Entwicklung. Wie Tafel XIV Fig. 2 besonders deutlich zeigt, ist dies bei *Taonia* nicht der Fall. Wir sehen da in der Mitte Zellen, die eben die Basalzelle abgetrennt haben, rechts davon Zellen, die sich eben einmal geteilt haben, und links solche, bei denen schon viele Teilungen eingetreten sind. In Tafel XIV Fig. 4 sehen wir einen Sorus, der rechts gerade in der Entleerung begriffen ist, während die Zellen weiter nach links zum Teil noch nicht fertig geteilt sind. Textf. 1 gibt in schwächerer Vergrößerung einen reifen Sorus wieder, der durch die Haarleiste in zwei Teile geteilt ist. Entsprechend der den Thallus querteilenden Stellung der Haarleiste ist dies im Gegensatz zu den anderen Schnitten ein Schnitt in Längsrichtung. Man sieht dies an den inneren Zellen des Thallus, die hier langgestreckt sind, während sie auf den übrigen Bildern rhombisch erscheinen. Textf. 2 und 3 geben in verschiedener Vergrößerung entleerte Sori

wieder. Hier kann man den zweiten Unterschied gegen *Dictyota*, Textf. 4, feststellen: die sterilen Hüllzellen krümmen sich bei *Dictyota* nach der Entleerung der Spermatozoiden im oberen Teil über, während die von *Taonia* gerade bleiben.

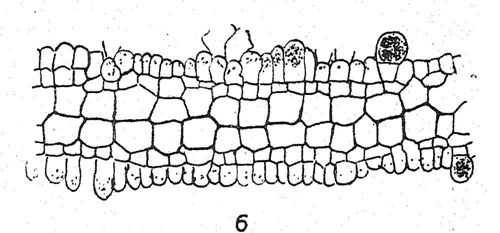
Um festzustellen, ob die männlichen Exemplare auch sonst an anderen Orten vorkommen, erbat ich mir von Herrn Professor DIELS die Taonien des Berliner Museums zur Durchsicht und sage auch an dieser Stelle meinen Dank für die freundliche Übersendung. Zwei Exemplare, von denen das eine aus Genua stammte, das andere im September 1904 in Arotcha gesammelt war, konnten ohne weiteres als männliche Geschlechtspflanzen festgestellt werden. Von den anderen ist anzunehmen, daß noch mehrere männlich waren, doch wäre die Feststellung nicht ohne Verletzung der Pflanze möglich gewesen. Es ist anzunehmen, daß viele der Exemplare, die als „ohne Früchte" bezeichnet zu werden pflegen, männlich sind, da die leicht erkenntlichen schwarzen Punkte, entweder Tetrasporen oder Oogonien sind und die farblosen Antheridien sich im trockenen Zustand nicht vom Thallus abheben.

Ich hielt es nun für sehr wahrscheinlich, daß man zur selben Zeit, zu der sich die männlichen Geschlechtspflanzen entwickeln, auch weibliche Pflanzen am selben Standort finden müsse. Die 50 % nichtmännlichen Pflanzen, die ich Ende April aus Neapel erhielt, sahen nun, verglichen mit *Dictyota*, nach Tetrasporenpflanzen aus. Nach der Beschreibung von REINKE (7) sehen aber die Oogonien den Tetrasporen sehr ähnlich, sie liegen nur nicht in Zickzacklinien quer zum Thallus angeordnet wie die Tetrasporen und sind etwas kleiner als diese. Zwischen den transversal zum Thallus angeordneten Sori befinden sich nach REINKE Zellreihen, bei denen jede Zelle in 4 Zellen geteilt ist. Diese hielt er anfangs für Antheridien, bis er bei DERBÈS las, daß die Antheridien auf gesonderten Exemplaren sich ausbildeten. Die Oogonien sah er nie entleert, woraus er schloß, daß die Eier im Oogonium befruchtet werden, im Gegensatz zu *Dictyota*, wo sie ins Wasser austreten. Nach dieser Beschreibung ist es schwer, sich ein Bild von den Oogonien zu machen, ja, es ist nicht einmal sicher, ob es sich um Oogonien gehandelt hat, da REINKE nie eine Befruchtung feststellen konnte, natürlich nicht, da er keine männlichen Pflanzen fand. Die 50 % nichtmännlicher Pflanzen nun, die ich Ende April aus Neapel erhalten hatte, entsprachen der Beschreibung von REINKE ziemlich gut. Die in 4 Zellen geteilten Zellen zwischen den Oogonien fand ich zwar nicht, doch nehme ich an, daß es sich um unentwickelte Haarleisten gehandelt hat. Die

Oogonien stehen einzeln oder in kleinen Häufchen, wie man auf Tafel XIV Fig. 5 und Textf. 5—6 sieht. Textf. 5 zeigt die Entwicklung aus einer Oberflächenzelle: auf der Unterseite ist die Oberflächenzelle noch ungeteilt und zeichnet sich nur durch Größe und plasmatischen Inhalt vor den Nachbarzellen aus (daneben befindet sich eine entleerte Zelle), auf der Oberseite ist schon die Basalzelle abgetrennt, die einzige Teilung, die die Zelle durchmacht; in Textf. 6 sehen wir einige Oogonien in Entwicklung, einige reif und einige entleert, wobei sich die Basalzelle vorwölbt, wie es HEIL (3) für *Dictyota* beschrieben hat. Tafel XIV Fig. 5



5



6

Textfiguren 5—6.

gibt die Verteilung auf einem schmalen Thallusast wieder: die einzelnen Oogonien sehen etwas elliptisch aus, sie sind nie geteilt, was wohl auch für ihre Einatur spricht. Man findet auch sehr häufig in den entleerten Antheridialsori Kugeln von der Größe der aus den Oogonien entlassenen Eier, wie es Textf. 2 zeigt. Ein Beweis ist natürlich nicht zu bringen, aber die Vermutung liegt sehr nahe, daß es sich um reife Eier handelt, die zu den Spermatozoiden hinschwimmen und dort befruchtet werden. Ein ganz entsprechendes Bild gibt Textf. 4 von *Dictyota* wieder, wo sich in dem oberen entleerten Sorus eine vollständige Kugel, im unteren eine angeschnittene befindet.

Die Verteilung der Geschlechter bei dem aus Neapel im April erhaltenen Material war an den 4 verschiedenen Standorten folgende:

Palazzo di Donna Anna	in 0,5 m	Tiefe	♀ und ♂
Villa Rendell	„ 1,0 m	„	♀
Cenito	„ 1,0 m	„	♀ und ♂
St. Pietro	„ 1,0 m	„	♂

Es waren stets nur ein paar Pflanzen von jedem Standort, so daß das Fehlen einer Form nicht viel besagt.

Im Juni erhielt ich von allen vier Standorten sehr große kräftige Pflanzen, die aber zum Teil schon ganz zersetzt aussahen, so daß man sie kaum für *Taonia* gehalten hätte, wenn sich nicht kontinuierliche Übergänge im Aussehen zu den normalen Formen gezeigt hätten; die Pflanzen zeigen jetzt Zähnelung an den Ästen, wie sie REINKE Tafel V Fig. 17 abbildet, und die regelmäßige Scheitellinie, die *Taonia* sonst auf den ersten Blick kenntlich macht, ist durch Zersetzung der äußersten Teile des Thallus zerstört. Auch die Haarleisten sind nur selten noch erhalten; wie REINKE ebenfalls erwähnt, fallen sie im Alter ab.

Tafel XIV Fig. 6 gibt eine Flächenansicht der Form und Verteilung der Tetrasporen, denn dafür muß man sie halten, da sie oft in 4 Portionen geteilt sind, sonst unterscheiden sie sich nur durch ihre ziemlich kreisrunde Form von den oben als Oogonien beschriebenen Zellen. Im Querschnitt sehen sie nicht anders aus als die mutmaßlichen Oogonien, sie bestehen aus Basalzelle und Tetrasporenzellen. Daß man relativ selten Tetrasporen, also Vierteilung, beobachtet, dürfte darin seine Ursache haben, daß diese Teilungen unmittelbar vor der Entleerung erfolgen, wenigstens beschreibt es WILLIAMS so für *Dictyota*. Die Abbildung, die man in KÜTZING und in RABENHORSTs Kryptogamenflora von der Lage der Tetrasporen im Thallus findet, ist nicht richtig: die Tetrasporen sind nicht eingelagert, sondern ragen deutlich über die äußere Thallusschicht, aus der sie entstehen, hervor.

Eine sichere Entscheidung über Tetrasporen und Oogonien, über Tetrasporenpflanzen und weibliche Geschlechtspflanzen kann nur eine genaue Untersuchung an Ort und Stelle ergeben, wo man die Möglichkeit hat, die Befruchtung zu beobachten und die zytologischen Verhältnisse zu studieren.

Literatur.

1. DERBÈS, M.: Déscription d'une nouvelle espèce de Floridée devant former un nouveau genre, et observations sur quelques Algues. Ann. Sc. nat. 4 Série Botanique V. Pag. 209—220. 1856.
2. FUNK, G.: Die Algenvegetation des Golfs von Neapel. Publicazioni della Stazione Zoologica di Napoli. Pag. 364. 1927.
3. HEIL, H.: Die Basalzelle des Tetrasporangiums von *Dictyota dichotoma* und einiges über die Zellwandstruktur. Ber. d. D. Bot. Ges. XLII. 119—125. 1924.
4. KNIEP, H.: Die Sexualität der niederen Pflanzen. Pag. 182. Jena, FISCHER. 1928.

5. KÜTZING, Fr.: Tr. Tabulae phycologicae IX. Nordhausen 1859. Tafel 61.
6. RABENHORSTs Kryptogamenflora: Die Meeresalgen, II. Pag. 306. 1885.
7. REINKE, J.: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Dictyotaceen des Golfs von Neapel. Nova acta. Bd. XL No. 1. Pag. 26—34 Tafel IV, V. 1878.
8. SAUVAGEAU, C.: Sur les Anthéridies du „*Taonia atomaria*". Journ. de Botanique. XI. Pag. 86—90. 1897.
9. TECHET, K.: Über die marine Vegetation des Triester Golfes. Abh. K. K. Zool. Bot. Ges. Wien. III. Heft E. Pag. 1—52. 1906.
10. WILLIAMS, J. Lloyd: a) The Antherozoids of *Dictyota* and *Taonia*. Ann. Bot. 11. Pag. 545—553. 1 Tafel. 1897. b) Reproduktion in *Dictyota dichotoma*. Ebenda 12. Pag. 559—560. 1898. c) Studies in the Dictyotaceae I. Ebenda 18. Pag. 156. 1904. d) Studies in the Dictyotaceae III, ebenda 19. Pag. 531—560. 1905.

---

49. Georg Borissow: Weiteres über die Rasdorskyschen Körperchen.

(Aus dem Botanischen Laboratorium der Landwirtschaftlichen Hochschule Wladikawkas.)

(Mit 1 Abbildung im Text und Tafeln XV—XVIII.)

(Eingegangen am 15. Juli 1928. Vorgetragen in der Julisitzung.)

Weitere Untersuchungen über die Kieselkörperchen in der Wurzelendodermis bei den Andropogoneen.

Früher (**14**, **15**[1])) habe ich die Kieselablagerungen in den Endodermiszellen einiger Andropogoneen näher untersucht und als kieselenthaltende Kammern in den Zellwandungen beschrieben; diese Kieselcystolithen wurden von mir „RASDORSKYsche Körperchen" genannt.

Meine früheren Untersuchungen sind nun dahin erweitert worden, daß ich die fraglichen Bildungen auch noch bei den folgenden fünf Gramineenarten ausfindig gemacht habe: bei *Andropogon argenteus* Ell. (= *A. argyreus*: **3**, S. 125), *Andropogon halepensis* Brot. (= *Sorghum halepense* Pers.: **5**, S. 46), *Sorghum vulgare* Pers. var. *sudanensis* (= *Holcus sorghum sudanensis* (Piper) Hitchcock: **10**, S. 4), *Andropogon formosus* Klotzsch. (= *A. Schimperi* Hochst.: **6**, S. 26) und *Eulalia japonica* Trin. In den Wurzelendodermen bei allen diesen Gräsern befinden sich RASDORSKYsche Körperchen.

1) Die in den Klammern fett gedruckten Zahlen zeigen die Nummern an, die den zitierten Arbeiten in dem Literaturverzeichnisse beigelegt sind.

Die Endodermis weist bei den genannten Arten einen ziemlich ähnlichen Bau auf, wenn man die jungen und die etwas vorgeschrittenen Stadien betrachtet: man vergleiche z. B. die Querschnittsbilder der Wurzelendodermen von *Andropogon argenteus* Ell. (Taf. XVI, Fig. 9) und von *Andropogon formosus* Klotzsch. (Taf. XVII, Fig. 14 d, e). Erst bei der späteren Ausdifferenzierung sind die spezifischen Besonderheiten zu sehen.

Fangen wir mit *Andropogon halepensis* Brot. an. An einem Querschnitt durch einen älteren Wurzelteil (Taf. XV, Fig. 5) ersehen wir, daß die Endodermis hier einen ziemlich einfachen Bau hat und aus einer Schicht von Zellen besteht, deren innere tangentiale Wand stark verdickt ist; die Mächtigkeit dieser Wand steht aber derjenigen der anliegenden Sklerenchymzellen des Zentralzylinders wesentlich nach. Die äußeren tangentialen Endodermiszellwände sind dünn, und das gilt auch für die Radialwände; seltener sind die letzteren schwach verdickt, und zwar an ihren zentralwärts gelegenen Hälften. — Die Durchlaßzellen fehlen, wie das überhaupt bei den Gramineen beobachtet wird; die verdickten Wände sind mit Porenkanälen versehen. Die verdickte Tangentialwand jeder Endodermiszelle ist teilweise oder ganz mit „gesinterten" Massen bedeckt, welche mit etwa halbkugeligen, kegelähnlichen oder warzenförmigen Ausstülpungen versehen sind: das sind vorgeschrittenere Stadien von Kieselkörperchen.

An den älteren Wurzelteilen von *Andropogon formosus* Klotzsch. und von *Sorghum vulgare* Pers. var. *sudanensis* ersehen wir ähnliche Bilder (Taf. XV, Fig. 2 bzw. Taf. XVIII, Fig. 15) mit dem Unterschied, daß bei dem letzteren die RASDORSKYschen Körperchen anstatt weicher, abgerundeter Umrisse mit Konturen spitz- und stumpfwinkeligen Erhöhungen und Vertiefungen aufweisen[1]).

Was *Eulalia japonica* Trin. und *Andropogon argenteus* Ell. anbetrifft, so ähneln hier die Körperchen denen von *Erianthus Ravennae* P. B, bei welch letzterem von mir das Vorhandensein einer und manchmal zweier oder dreier Schichten beobachtet wurde, die ich als quasiendodermale Schichten bezeichnete (**15**, Fig. 4 u. 5): das sind die an die endodermale Schicht der Rinde angrenzenden Rindenzellschichten, deren tangentiale Wände stark verdickt sind.

---

1) Einen derartigen Bau der Endodermis haben wir früher bei *Andropogon eu-sorghum* A. u. G. und bei *Andropogon Ischaemum* L. (**14**, Fig. 5 und Fig. 17) nachgewiesen. Bei *A. saccharatus* Kunth. beobachtet man Kieselkörper, welche die charakteristischen Formen — von „Schrauben" bzw. von „Pilzhütchen" — aufweisen (**14**, Fig. 1).

Die „Quasiendodermalschichten“ wurden nun von mir auch in den älteren Wurzeln der genannten zwei Gräser beobachtet.

Bei *Eulalia japonica* Trin. sieht man eine sehr mächtige Endodermis (Taf. XVI, Fig. 7, 8); die inneren Tangentialwände der Endodermiszellen sind hier stark verdickt; in jeder Zelle ist auf dem Querschnitt je ein kegelförmiges Kieselkörperchen zu sehen, welches manchmal mit Wärzchen versehen ist. Die Endodermiszellwände sind ausgeprägt geschichtet. Die „Quasiendodermis“ von *Eulalia japonica* ist einschichtig; die inneren Tangentialwände sind mit eigenen mächtigen Verdickungsschichten versehen, die sich auch auf die Radialwände ausdehnen; es wurden aber keine Kieselkörperchen von mir in der Quasiendodermis von *Eulalia japonica* Trin. beobachtet[1]).

Bei *Andropogon argenteus* Ell. entwickelt sich die Quasiendodermis schwächer; die Verdickung ihrer inneren tangentialen Wände wird durch die anliegende Verdickung der äußeren Tangentialwände der Endodermis unterstützt. Auch hier fehlen die Kieselkörperchen in der Quasiendodermis (Taf. XVI, Fig. 10).

An mit Eau de Javelle bearbeiteten, gefärbten und schließlich in Canadabalsam eingeschlossenen Präparaten konnte ich — bei stärkeren Vergrößerungen — klar beobachten, daß die Kieselkörperchen bei allen von mir diesmal untersuchten Andropogoneen nicht unmittelbar in das Zellumen hineinragen, sondern von diesem durch eine dünne Schicht der Zellwandung abgegrenzt werden, und dies auch in dem Falle, wenn ein Kieselkörperchen sich in der Breite auf die ganze verdickte Strecke der Zellwand ausdehnt.

Es wird also auch hier konstatiert, daß die Kieselkörperchen sich in besonderen Kammern der Zellwand befinden.

Der größeren Anschaulichkeit der mikroskopischen Bilder wegen führte ich, nach der Behandlung der Präparate mit JAVELLEscher Lauge, Doppelfärbungen aus, und zwar unter Benutzung von Karmin und Methylgrün (mit 2% Essigsäure) bzw. von Safranin-Wasserblau oder Solidgrün-Deltapurpurin[2]). An den fertiggestellten Präparaten erschien die Endodermis (und auch die etwaige Quasiendodermis) immer, sogar auch an den jüngeren Stadien, blaugrün (mit Methylgrün), rot (mit Safranin) oder grün (mit Solidgrün) gefärbt; der mineralische Inhalt der Kieselkörperchen

---

1) Ich will nicht behaupten, daß man unter Umständen nicht das Gegenteil konstatieren kann.

2) Ferner wurden Präparate, wie üblich, mit Alkohol, Xylol, Nelkenöl bearbeitet und in Canadabalsam eingeschlossen.

nahm keine Färbung an; dabei traten die uns interessierenden Verhältnisse klar zutage, und zwar war die Lagerung der Kieselkörperchen in den Kammern der Zellwand klar zu sehen, weil die Zellwandschicht, die das Körperchen zellumenwärts bekleidet[1]), sich auch (bläulich, grünlich etc.) färbt.

Bei der erneuten eingehenden Betrachtung meiner älteren Präparate aus den Wurzeln von früher untersuchten Arten — *Andropogon eu sorghum* A u. G, *Andropogon saccharatus* Kunth. und *Andropogon Ischaemum* L. — fand ich auch hier analoge (**14**) Verhältnisse, wie von mir schon früher beschrieben. Was das Ravenna-Gras (**15**) anbetrifft, so habe ich zahlreiche neue Präparate hergestellt, und dabei gelang es mir, ein Präparat zu erhalten, wo die Kammerwand besonders scharf hervortritt (Tafel XVI, Fig. 11). Endgültig bestätigt sah ich meine Vorstellung, als ich die fraglichen Kammern entleert beobachtete, und zwar nach der Behandlung von Querschnittspräparaten aus den Wurzeln von *Erianthus Ravennae* P. B. mit Flußsäure: hierbei wurden die Kieselablagerungen gelöst, während die Kammern (Zellwandhöhlungen) intakt erschienen: Die Kammerwand blieb in ihrer normalen Stellung und war klar zu sehen (Tafel XVI, Fig. 12); nur in den Fällen, wo diese nach der Flußsäurebehandlung niedersank und sich an die übrige Zellwand legte, war die Kammernatur der Kieselbehälter für den Beobachter verschleiert.

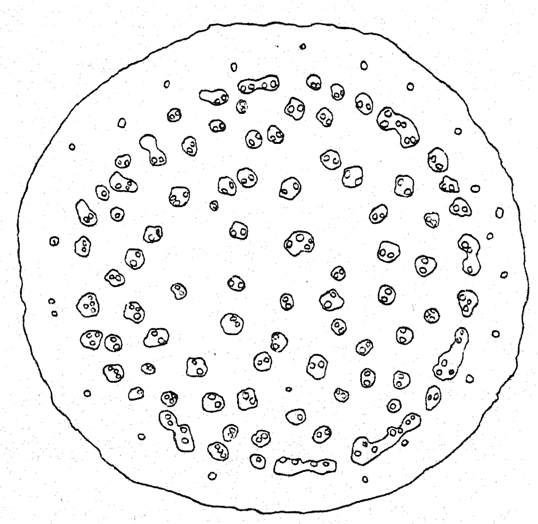
Ferner erhielt ich die isolierten Kieselmassen, indem ich Kieselskelette der Wurzelquerschnitte nach der SACHSschen Methode herstellte[2]). Dem Glühen unterzog ich die Präparate aus jüngeren und aus älteren Wurzelstücken von *Andropogon halepensis* Brot. Im ersten Falle beobachtete ich nach dem Glühen sehr kleine Körperchen (von etwa 4 μ Durchmesser) mit etwa kugelrunden bzw. schwach kegelförmigen Umrissen. Aus den älteren Wurzeln befreite ich durch Glühen viel größere Körperchen (bis 12 μ im Durchmesser) mit bedeutend zusammengesetzteren Konturen: jedes Körperchen hat einen Kern, dessen eiszapfenförmige Anhängsel die Porenkanäle in den verdickten Wänden der Endodermiszellen ausfüllen; außerdem sind die genannten „Kerne" mit Seitenauswüchsen versehen, die sich etwa parallel zu der inneren Oberfläche der Zellwand ausdehnen. Es wird also die Endodermis in den späteren Wurzelstadien stark verkieselt; lehrreiche Bilder dieser Verkieselungsstadien haben wir in den Fig. 5, 6 b und namentlich in Fig. 6 a (Taf. XV) dargestellt.

---

1) Wir nennen später diese schlechthin „Kammerwand".

2) Zusammenhängende Skelette waren nicht zu erhalten, sie zerfielen.

Fig. 6a gibt uns auch eine Vorstellung von den Lagerungsverhältnissen der Kieselkörperchen in der Längsrichtung: wie man sieht, sind sie hier — wie auch bei anderen von mir untersuchten Arten — in Längszeilen aneinandergereiht[1]), wobei die Glieder einer Reihe durch Kieselscheiben verbunden sind. Wenn wir also an den älteren Stadien mit einer fast durchgehenden Verkieselung der Endodermis, mit noch zu besprechenden Verkieselungskernen, zu tun haben, so beobachten wir in den jüngeren Wurzelbereichen getrennt liegende, selbständige und etwa gleichmäßig — der Längsrichtung der Zelle nach — verteilte „incystierte" Kieselkörperchen, welche im eigentlichen Sinne das vorstellen, was wir als RASDORSKYsche Körperchen bezeichnen.



Textabb. 1. Querschnitt eines Rhizoms von *Andropogon halepensis* Brot.

Die RASDORSKYschen Körperchen in dem Rhizom von *Andropogon halepensis* Brot.

Bei meinen Studien begegnete ich dem Umstande, daß die in Frage stehenden Körperchen nicht nur in der Wurzelendodermis, sondern auch anderorts auftreten können.

So habe ich diese in bestimmten Bereichen der Rhizome von *Andropogon halepensis* Brot. beobachtet. Auf den Querschnitten zeigen uns diese Rhizome das für die Stengelorgane der Monokotyledonen charakteristische Bild (Textabb. 1): man sieht eine Menge von geschlossenen kollateralen Leitbündeln, die über

1) Ähnliche Bilder haben wir auch an den älteren Stadien bei anderen Andropogoneenarten beobachtet.

den Querschnitt zerstreut sind. Zwischen der Epidermis und den äußersten Bündeln befindet sich ein ziemlich starker Parenchymbereich; die Bündel sind hie und da paarweise verschmolzen. Die Leitelemente der Bündel sind von Sklerenchymringen umschlossen. Die endodermisartige äußere Zellenreihe des Sklerenchymrings ist nun die Stelle, wo sich die Kieselkörperchen befinden; diese sind in den verdickten inneren Zellenwänden der endodermisartigen Scheiden eingeschlossen: an dem Querschnitt sieht man in den Zellen je ein Körperchen kegelförmiger bzw. halbkugeliger Konfiguration, manchmal mit höckeriger Oberfläche (Taf. XV, Fig. 3). An den Längsschnitten sieht man wiederum, daß in jeder Zelle sich eine ganze Längsreihe von Körperchen befindet, deren Querdurchmesser etwa 3 bis 6 μ beträgt.

Bei stärkeren Vergrößerungen tritt der Umstand hervor, daß die Körperchen in Zellwandkammern eingeschlossen sind (Taf. XV, Fig. 4).

Die RASDORSKYschen Körperchen an der Peripherie der Wurzeln von *Sorghum vulgare* Pers. var. *sudanensis* und von *Andropogon halepensis* Brot.

Eine dritte Art der Lokalisation der Kieselkörperchen wurde von mir bei *Sorghum vulgare* Pers. var. *sudanensis* und bei *Andropogon halepensis* Brot. beobachtet: hier finden sie sich in einer der äußeren Schichten der Wurzelrinde. Das Bild dieser Zellschicht erinnert in den älteren Stadien sehr an die Endodermis (in inverser Stellung) (Taf. XVIII, Fig. 16 b). In den jüngeren Wurzelbereichen ist diese Schicht nichts anderes als die Exodermis, natürlich mit der haartragenden Schicht (der Epidermis) umgeben, welche öfters auch auf den älteren, vollständig ausdifferenzierten Wurzelstrecken noch zu beobachten ist. Nicht selten liegt die kieselhaltige Schicht tiefer: dann sieht man sie mit der Epidermis und der eigentlichen Exodermis (Taf. XVIII, Fig. 16 c) bzw. mit einer mehrreihigen Schicht von tangential verlängerten Zellen, deren Wände verkorkt sind, und mit der Exodermis überdeckt (Taf. XVIII, Fig. 16 d).

Die erwähnte Schicht besteht in den jüngeren Stadien aus ziemlich dünnwandigen Zellen, deren Wände aber schon frühzeitig verholzen, wobei die äußeren tangentialen Wände winzige Kieselkörperchen enthalten; später verdicken sich diese Wände in hohem Maße, und Hand in Hand damit steigern sich die Größe und die Anzahl der Kieselkörperchen; der Verkieselungsprozeß dehnt sich

endlich auf die übrigen Zellwandseiten aus[1]). Die von mir beobachteten Dimensionen der Körperchen schwanken zwischen 1—1,5 μ (an den jüngeren) und 7—8 μ (an den älteren Stadien).

Die Körperchen dehnen sich entweder mehr in die Fläche aus, indem sie einen fast zusammenhängenden Kieselring bilden, oder sie entwickeln sich vorzugsweise in radialer Richtung, wobei die Zellumina von ihnen fast ganz ausgefüllt werden.

Auch hier haben wir wiederum mit der Tatsache zu tun, daß die Kieselkörperchen in Zellwandkammern eingeschlossen sind und durch eine dünne Zellwandschicht (Kammerwand) von dem Zelllumen abgegrenzt sind, d. h. auch hier liegen RASDORSKYsche Körperchen vor.

Ganz ähnlich sind die Verhältnisse bei *Andropogon halepensis* Brot. (Taf. XVIII, Fig. 17).

Was die übrigen von mir untersuchten Andropogoneen-Arten anbelangt, so habe ich bei diesen keine Kieselkörperchen in dem peripherischen Bereich der Wurzelrinde beobachtet.

Die geschilderte Erweiterung unserer Kenntnisse über die Ablagerungsstätten von Kieselkörperchen hat mir Veranlassung gegeben, auch die Stengel der Andropogoneen daraufhin zu untersuchen: es waren aber keine Kieselkörperchen in ihnen zu finden. Wir vermuten deshalb, daß die RASDORSKYschen Körperchen in ihrer Verbreitung bei den Andropogoneen auf die unterirdischen Organe (Wurzeln und — seltener — Rhizome) beschränkt sind.

Die RASDORSKYschen Körperchen in den Luftwurzeln von *Andropogon formosus* Klotzsch.

Schon früher (**14**) stellte ich mir die Frage, ob die Bildung von Kieselkörperchen auch in solchen Wurzeln stattfinden kann, die in keine unmittelbare Berührung mit dem kieselhaltigen Erdboden treten. Würde diese Frage mit ja beantwortet, so wäre man berechtigt anzunehmen, daß die Kieselkörperchen jedenfalls nicht eine bloße Folgeerscheinung der etwaigen Filtration der durch die Wurzeln aus dem Boden aufgesaugten Kieselsäure sind, sondern daß sie als Ergebnis spezieller biologisch-chemischer Prozesse anzusehen sind. Die Notwendigkeit von künstlichen Kulturen wurde dadurch hinfällig, daß ich in *Andropogon formosus* Klotzsch. ein

1) Der Sklerenchymring, der sich innenwärts von dieser Zellschicht ausdifferenziert, besteht anfänglich aus 1—2, schließlich aber aus mehreren Schichten von Zellen, deren Wände allmählich sehr stark werden.

Untersuchungsobjekt besaß, das mir eine bequeme Möglichkeit darbot, auch ohne spezielle Versuchsanstellungen der Lösung der oben angedeuteten Frage näherzukommen.

Andropogon formosus Klotzsch. wächst (in unserem Wladikawkasschen Botanischen Gärtchen) als ein über mannshohes Gras mit starken Stengelinternodien und kräftigem Wurzelsytem. Außer den unterirdischen Nebenwurzeln entwickelt die Pflanze noch zahlreiche oberirdische, die den mehr oder weniger hoch über dem Erdboden gelegenen Stengelknoten entspringen; diese Wurzeln, deren Anheftungsstelle sich manchmal 50 cm (und mehr) über der Erde befindet, sind stark und steif (Taf. XV, Fig. 1); während die den unteren Knoten entspringenden schon die Erde erreicht haben und darin weiterwachsen, sind manche der höher angelegten Wurzeln noch ganz Luftwurzeln, deren jüngere kaum aus dem Knoten hervortreten. Derartige Wurzeln habe ich näher untersucht.

Bei der mikroskopischen Betrachtung habe ich mit großer Genugtuung konstatiert, daß auch diese Luftwurzeln in ihrer Endodermis die uns interessierenden Körperchen enthalten. In der beigegebenen Serie von Zeichnungen (Taf. XVII, Fig. 14a, b, c, d, e, f) ist eine Reihe von Querschnittsbildern dargestellt, und zwar aus einer etwa 5 cm langen Wurzel, die einem ca. 30—32 cm von dem Erdboden entfernten Stengelknoten entsprang und also weit davon entfernt war, in die Erde einzudringen. Wie aus den Figuren ersichtlich ist, unterscheidet sich diese Wurzel nur wenig von den unterirdischen: man bemerkt nur, daß bei den letzteren die Verdickung der Wände bei den Sklerenchymzellen des Zentralzylinders und bei den Endodermiszellen mehr vorgeschritten ist als bei den ersteren; dies gilt auch für die Entwicklung der Kieselkörperchen (man vgl. Taf. XV, Fig. 2 und Taf. XVII, Fig. 14f).

Betrachten wir nun näher die Entwicklung der Kieselkörperchen in den Luftwurzeln. An den frühesten Stadien sieht man die Endodermis als eine Schicht von parenchymatischen Zellen, die auf dem Querschnitt etwas größer als die Zellen des Zentralzylinders erscheinen und noch dünne, unverholzte Wandungen besitzen (Taf. XVII, Fig. 14a); etwas weiter hinter der Wurzelspitze, nach Ausdifferenzierung der Ringgefäßprimanen, nehmen die Endodermiszellen einen ausgeprägteren, spezifischen Bau an: die inneren Tangentialwände werden verholzt und verdickt, wenn auch sie bisweilen viel dünner als die Gefäßverdickungsringe bleiben; fast gleichzeitig mit der Verdickung und der Verholzung der inneren Tangentialwände der Endodermis erscheinen in diesen die Kieselkörper, zuerst als winzige matte, dunkle, knöpfchenähnliche Pünktchen

(Taf. XVII, Fig. 14b) von 0,8—1,1 μ Durchmesser. Das etwaige Erscheinen der Kieselkörperchen vor der Verdickung und Verholzung der Endodermiszellenwände war niemals sichtbar; an jedem kleinste, eben sichtbare Kieselkörperchen enthaltenden Querschnittspräparat aus dem jüngeren Teil der Luftwurzel zeigten die kieselenthaltenden Endodermiswände — nach der Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure — die stattgefundene Verholzung, indem sie sich rot färbten; manchmal sah ich an derartigen Präparaten einzelne Zellen, deren Wände keine Verholzungsreaktion zeigten, aber gerade diese Zellen wiesen keine Kieselkörperchen oder Anfänge von solchen auf; hie und da begegnete ich Endodermiszellen mit schon verholzten Wänden, welche aber noch keine Kieselkörperchen enthielten: das alles spricht wohl dafür, daß die Kieselablagerung erst mit bzw. nach dem Beginn der Verholzung der entsprechenden Zellwandungen anfängt.

Analoge Verhältnisse treten auch nach der Behandlung der Querschnittspräparate mit Jod und Schwefelsäure klar zutage: Die Endodermiswände mit den Kieselkörperchen färben sich gelb, die der Kieselkörperchen entbehrenden blau.

Es sei nebenbei bemerkt, daß an den näher an den Knoten ausgeführten Wurzelquerschnitten die Verholzungsreaktion sich sehr scharf zeigt; nach der Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure kann man auch leicht die die Kieselkörperchen gegen das Zellumen hin bekleidende Wandschicht (Kammerwand) beobachten, welche sich rot färbt.

Der Umstand, daß das Erscheinen von Kieselkörperchen zeitlich ziemlich genau mit dem Eintritt der Verholzung der Zellwände zusammenfällt, ist meines Erachtens leicht verständlich: erst mit der Abscheidung von sekundären — gegebenenfalls verholzten — Wandverdickungsschichten wird die Möglichkeit der Bildung der Wandungskammern gegeben, in welchen die Ablagerungsstätten der Kieselmassen vorliegen.

In größeren Entfernungen vom Vegetationskegel der Wurzel werden die Endodermiswände mehr und mehr verdickt, und da auch die Verholzung Hand in Hand damit geht, so hebt sich die Endodermis bei der mikroskopischen Betrachtung der entsprechenden Präparate scharf ab; die Kieselkörperchen erreichen größere Dimensionen[1]) (Taf. XVII, Fig. 14c); erst dann beginnt die Ausdifferenzierung des Sklerenchyms im Zentralzylinder (Taf. XVII, Fig. 14d, e, f).

---

1) In der Nähe des Stengelknotens erreichen diese ca. 4—5 μ.

Es sei hervorgehoben, daß in den unterirdisch angelegten Wurzeln die Kieselkörperchen schon in dem Zeitpunkt beobachtet werden können, wenn die jungen Wurzeln noch nicht aus dem Knoten hervorgetreten sind und also noch nicht das Bodenwasser aufsaugen. Die Bildung der Kieselkörperchen beginnt also aus inneren Ursachen; mit dem Moment, wo die gegebene Wurzel in unmittelbare Berührung mit dem Erdboden kommt und ihre Aufsaugungstätigkeit ausführt, kann das Wachstum der Kieselkörperchen auf Rechnung des von dieser Wurzel dem Boden entnommenen Materials weiterschreiten.

Anhang: Die Gallertscheiden bei *Andropogon formosus* Klotzsch.

Nebenbei habe ich eine Beobachtung gemacht, die wohl nicht ohne Interesse sein dürfte. An den oberirdischen Teilen der gesamten Wurzeln von *Andropogon formosus* Klotzsch. beobachtete ich die Anwesenheit einer äußeren gallertartigen Scheide. Bei Regenwetter bzw. bei künstlicher Anfeuchtung quillt die Scheide stark auf; bei Trockenheit schrumpft sie zusammen, doch bleibt sie, infolge eines charakteristischen matten Glanzes, klar zu erkennen.

Bei der Untersuchung konnte ich die organische Natur der Scheide und zahlreiche darin enthaltende Mikroorganismen verschiedener Art feststellen.

Die Bestimmung derselben und die Frage nach einer etwaigen Symbiose (?) lasse ich dahingestellt; selbst die Frage, ob diese Erscheinung bei *Andropogon formosus* Klotzsch. von mir zuerst beobachtet worden ist, oder ob dieses Gras in dieser Hinsicht den Mikrobiologen schon bekannt ist, kann ich leider nicht beantworten.

Die zwei Haupttypen in der Entwicklung der Kieselkörperchen bei den Andropogoneen.

Wie aus meinen Studien hervorgeht, verwirklicht sich die Ausbildung der Kieselkörperchen bei den Andropogoneen im wesentlichen nach zwei Richtungen hin, was sich am ausgeprägtesten bei *Erianthus Ravennae* P. B. einerseits und bei *Andropogon formosus* Klotzsch andererseits beobachten läßt. Die beiden Entwicklungsrichtungen sind in den Figuren 13a—e (Taf. XVI) veranschaulicht. Wie aus den Zeichnungen ersichtlich ist, sind die jüngeren Stadien in beiden Fällen ziemlich gleich; später aber tritt beim Ravenna-Gras die Tendenz des Kieselkörperchens zutage, in das Zellumen mehr und mehr hineinzuwachsen und dieses auszufüllen; bei *Andropogon formosus* aber

fängt das Kieselkörperchen an, nachdem es eine gewisse Höhe erreicht hat, sich auszubreiten, um nach und nach fast die ganze Innenfläche der verdickten Endodermiszellwandung zu überdecken; in diesem Fall sieht man schließlich einen Kieselring, der nur durch die radialen Endodermiszellwände durchbrochen wird.

In allen Fällen aber bleibt bei jedem Körperchen die Kammerwand erhalten: man darf also wohl sagen, daß die fraglichen Körperchen bei den Andropogoneen in allen Entwicklungsstadien der Organe, die Vegetationspunkte ausgenommen, Kieselsäure enthaltende stiellose Cystolithen darstellen, die wir RASDORSKYsche Körperchen nennen.

Über die Beziehungen zwischen dem Protoplasten und den Kieselkammern.

Die Beantwortung der Frage, in welchem Zustande und wie die Kieselsäure in die Zellwandungen gelangt, ist wohl ziemlich schwierig. Obwohl ich keine speziellen Untersuchungen darüber angestellt habe, möchte ich die Meinung aussprechen, daß die Gesamtheit der oben dargelegten Beobachtungen für die KOHLsche Auffassung von der Analogie zwischen den Verholzungs- und den Verkieselungserscheinungen zeugen. Einen guten Weg zur Ergründung der angedeuteten Frage schlägt wohl PFEIFFER vor, und zwar in seiner Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der Kegelzellen der Cyperaceen (**16**). Es ist wohl kaum anzunehmen, daß die Kieselkörperchen in den Wurzeln und Rhizomen von Andropogoneen, sowie in den Kegelzellen der Cyperaceen, sich aus der im Wasser gelösten Kieselsäure ablagern (vgl. **16**, S. 29).

Wir nehmen, mit PFEIFFER (s. 29), für wahrscheinlicher an, daß die Kieselsäure in anderer Form an die Ablagerungstellen tritt, und zwar als kolloidale Lösung; eine derartige Lösung, die wohl — wie PFEIFFER annimmt — durch das Plasma zu diffundieren vermag, wird, glauben wir, als Gel in den Zellwänden abgelagert; für diese Gelierung der hydrosolen Kieselsäure spricht u. a. die Erscheinung, die von PFEIFFER (**16**, S. 29) hervorgehoben und auch von mir beobachtet wurde: in den früheren Stadien seiner Bildung „zeigt" das Kieselkörperchen „stets ein so gleichmäßiges, mattes Aussehen fast ohne rötlich aufleuchtende Kanten, daß man es als gallertig auffassen möchte" [**16**, S. (29)]; allem Anschein nach sind die jüngeren Kieselkörperchen noch ziemlich reich an Wasser, und erst später geben sie das Wasser nach und nach ab, wobei sie sich verdichten (Adsorptionserscheinung?) und den charakteristischen Glanz erlangen.

Indem wir Prozesse der Gelierung und der Adsorption bei der Bildung der Kieselkörperchen für wahrscheinlich halten, analogisieren wir — im Einklang mit PFEIFFER — die Zellwandverkieselung mit der Verholzung, welch letztere Erscheinung nichts anderes ist als „ein Ergebnis vorwiegend kolloidchemischer Vorgänge, die sich aus Gelierung und Kolloidadsorption kombinieren“ (13, S. 91).

Ich habe oben die Beobachtung hervorgehoben, daß die frühen Stadien der Entwicklung der Kieselkörperchen mit dem Beginn der Bildung und der Verholzung der sekundären Zellwandverdickungsschichten zusammenfallen. Allem Anschein nach stehen die Kieselkörperchen in ihren Anfangsstadien in engem Zusammenhang mit dem Protoplasten der Zelle, in dessen Wand sie sich bilden. Der Zusammenhang ist wohl derart, daß die kolloidale Lösung der Kieselsäure, die sich im Protoplasmaleib befindet, in Gelzustand übergeht, indem sie sich auf die Zellwandinnenfläche ablagert. Später, wenn der Protoplast die verholzten, die Kieselkörperchen überdeckenden Wandschichten bildet, wird der unmittelbare Zusammenhang aufgehoben; das weitere Wachstum des Kieselkörperchens wird wohl dadurch vor sich gehen, daß die Kolloidlösung der Kieselsäure entweder durch die dieses bedeckende Zellwandschicht (Kammerwand) diffundiert oder von der entgegengesetzten Seite — von den Zentralzylinderzellen aus — durch die Poren der verdickten Wände der Endodermis herantritt. Die letztere Voraussetzung findet eine gewisse Begründung darin, daß viele der älteren Körperchen deutlich Anhängsel zeigen, welche die Porenkanälchen in den Endodermiszellwänden ausfüllen (Taf. XVI, Fig. 11). Andererseits hat auch die erste Vorstellung etwas für sich: die „Kammerwand“ des Körperchens bleibt, wenn auch verholzt, immer dünn und weist keine Schichtung auf, auch dann, wenn man sie nach der Behandlung des Querschnittspräparats mit Schwefelsäure bei stärkeren Vergrößerungen beobachtet; die innere tangentiale Endodermiszellwand im ganzen verdickt sich zu gleicher Zeit sehr stark, und schon in mittleren Stadien ist deren Schichtung leicht sichtbar. Man kann demzufolge annehmen, daß bei der Kammerwand das Appositionswachstum frühzeitig aufhört und weiterhin nur eine passive Dehnung durch die eingeschlossene, sich vergrößernde Kieselsäuremasse (und etwa noch die Intussuszeption) stattfindet; darin kann man vielleicht eine Anpassung für das leichtere Zuströmen (durch Diffusion) der kolloidalen Kieselsäure aus den Protoplasten in die Kammer der Zellwand erblicken.

Historisches und Terminologisches.

Der erste, der die Kieselkörperchen bei den Andropogoneen beobachtet und beschrieben hat, ist wohl KLINGE; er sagt über sie das Folgende: „Vorzüglich muß die Aufmerksamkeit auf eine merkwürdige Erscheinung der Stützscheidenzellen hingelenkt werden, welche eine Eigentümlichkeit aller Andropogoneae — so viele eben hier zur Untersuchung kamen — scheint und bei *Saccharum cylindricum* am prägnantesten hervortritt. Die sehr verdickten Stützscheidenzellen weisen in ihrer verdickten Membran nabelförmige Ausstülpungen oder Protuberanzen auf, die, mit ihrer Spitze zur unverdickten Außenmembran gerichtet, tief in das Lumen der Zelle hineinragen. An der Basis dieser Ausstülpungen trat über einem dunklen Schatten ein heller, oft nierenförmiger Punkt hervor, was sich auch immer auf Längsschnitten zeigte. Auf solchen erwiesen sich diese Ausstülpungen als halbkugelige Aufsätze auf die Verdickungsmembran (Taf. I[1]), Fig. 9b, 10b und 11). Die Tüpfelung ging nie durch sie hindurch, sondern immer um sie herum. Bei geringer Vergrößerung nahmen sie sich wie eine wellenförmige Verdickungsleiste auf der Verdickung aus. Bei sehr jungen Entwicklungsstadien solcher Wurzeln zeigten die kugelrunden Aufsätze auf Längsschnitten, auch nach Ätzkalibehandlung, nicht den hellen Fleck, dagegen trat er um so deutlicher bei etwas älteren Entwicklungsstadien hervor.

Bei mazerierten Stützscheidenzellen von *Erianthus Ravennae*, (Taf. I[1]), Fig. 10) die sich in einem schon vorgeschrittenen Entwicklungsstadium befanden, erschienen diese Protuberanzen als kleine knöpfchenförmige, stark lichtbrechende, etwas grünlich gefärbte Gebilde, die gewöhnlich in eine Längsreihe, aber auch in doppelten Reihen, wie bei *Andropogon giganteus* (Taf. I[1]), Fig. 9a) und *Sorghum saccharatum*[2]), parallel mit der Längsachse der Scheidenzelle gestellt sind. Die Längsreihen der Protuberanzen verlaufen nicht immer regelmäßig, und häufig treten dieselben nur vereinzelt auf, wie bei *Erianthus Ravennae* (Taf. I[1]), Fig. 10b) und bei *Eulalia japonica*.

Nach Art der Deckzellen erwiesen sich diese Protuberanzen als Einlagerungen von Kieselerde" (**1**, S. 23).

Das Werk von KIRCHNER, LOEW und SCHRÖTER (**7**) führt kurz die KLINGEschen Angaben an (**7a**, S. 97, **7b**, S. 199, 209); dazu wird *Andropogon contortus* L. besprochen: „die breiten, flachen

---

1) Die Numerierung der Tafel („I") bezieht sich auf den Aufsatz von KLINGE!

2) *Andropogon saccharatum* Kunth. (**5**, S. 48). Vgl. meine Arbeit (**14**).

Endodermiszellen tragen auf der schwach verdickten Innenwand hie und da die für die Andropogoneen charakteristischen, nabelförmigen Vorsprünge, die jedoch selten stark hervortreten und leicht zu übersehen sind" (**7b**, S. 209).

Es werden auch wenige ganz und gar schematische Querschnittsfiguren angeführt, wie z. B. für *Andropogon sorghum* Brot.[1]) (Orig. SCHELLENBERG: **7b**, S. 199, Fig. 157).

Der Leser wird wohl einräumen, daß, wenn auch KLINGE die Priorität in der Entdeckung der Kieselkörperchen bei den Andropogoneen gehört, meine eingehenderen Untersuchungen mich doch berechtigen, den Kieselkörperchen die von mir vorgeschlagene Benennung — RASDORSKYsche Körperchen — beizulegen: meine Studien haben zuerst ihre Entwicklungsgeschichte und ihren Bau klarer dargelegt, und zwar entpuppten sie sich als Cystolithen.

Es wäre von Interesse, festzustellen, ob die DUVAL-JOUVEschen Körper, die sich bekanntlich in den „Kegelzellen" der oberirdischen Organe (Stengel und Blätter) von Cyperaceen befinden, dem Bau nach mit den RASDORSKYschen übereinstimmen. Die interessanten früheren (**9, 11, 12**) Arbeiten von PFEIFFER geben leider darüber ebensowenig Aufschluß über diesen Gegenstand wie seine letzte. Zwar „zeigen die Beobachtungen" von PFEIFFER „im ganzen", „daß wir, sofern wir mit ROTHERT (p. 1220) Cystolithen als extrem und stark[2]) ausgebildete lokale Membranverdickungen[3]) ansprechen, die DUVAL-JOUVEschen Körper gleich den RASDORSKYschen der Gramineen als solche bezeichnen dürfen" [**16**, S. (28)], aber damit wird noch nicht die Frage nach dem Bau der DUVAL-JOUVEschen Körper erledigt: aus dem Text sowie aus den Zeichnungen in den Abhandlungen von PFEIFFER ist nicht ersichtlich, ob die fraglichen Körper eine Kammerwand haben oder nicht.

Auf die eben angeführten Worte von PFEIFFER folgt: „Ich würde es aber bedauern, wenn der Begriff damit seinen ursprünglichen Sinn[4]) verlieren würde, indem die so bezeichneten Bildungen in beiden Fällen des Kalciumkarbonats ermangeln, das in dem eigentümlichen Träger der eigentlichen Cystolithen niedergeschlagen ist" [**16**, S. (28)]. Es sei hervorgehoben, daß das Kalciumkarbonat kaum als ein notwendiges Merkmal der Cystolithen anzusehen ist; wir verweisen auf SOLEREDER, der über diese

---

1) = *Andropogon eu-sorghum* A. und G. (**5**, S. 49). — Vgl. **14**.

2) Bei ROTHERT ist hier das Wort „eigenartig" angewendet (**8**, S. 1220).

3) Gesperrt von PFEIFFER.

4) Gesperrt von PFEIFFER.

sagt: „An der Inkrustation derselben sind gewöhnlich kohlensaurer Kalk und Kieselsäure beteiligt, wobei der Kalk insbesondere dem Cystolithenkörper ein- und aufgelagert, die Kieselsäure meist auf den Cystolithenstiel und Cystolithenkern beschränkt ist. Cystolithen bleiben diese Körper noch, wenn der Kalk verschwindet (unverkalkte Cystolithen, Cystotylen RADLKOFERs) und dann zuweilen eine Verkorkung oder Verholzung des Cystolithenkörpers eintritt; Cystolithen bleiben sie auch, wenn sie ganz und gar aus verkieseltem Zellstoff bestehen“ (4, S. 935).

Zwar schreibt SOLEREDER eine große Bedeutung dem Vorhandensein des Stiels zu: „Die cystolithenähnlichen Bildungen unterscheiden sich von den Cystolithen dadurch, daß sie stiellos sind oder wenigstens keinen deutlichen Stiel besitzen“ (4, S. 935).

Wir sind nun mit SOLEREDER der Meinung, daß das Vorhandensein von Kalciumkarbonat kein entscheidendes Kriterium für die Cystolithennatur ist und erlauben uns — im Gegensatz zu SOLEREDER — zu glauben, daß eher der mineralische Inhalt, als der Stiel für einen Cystolithen wesentlich ist; wir stellen uns also die Cystolithen (in etwas erweitertem Sinne) als Mineralstoff (bzw. Mineralstoffe) enthaltende Zellwandauswüchse vor.

Darum glauben wir auch weiterhin, daß die RASDORSKYschen Körperchen als (stiellose Kiesel-) Cystolithen aufzufassen sind (oder, der SOLEREDERschen Terminologie gemäß, als „cystolithenähnliche Bildungen“)[1]).

Kehren wir zu den DUVAL-JOUVEschen Körperchen zurück, so möchte ich feststellen, daß uns auch nach den — sonst lehrreichen — Untersuchungen von PFEIFFER nicht klar ist, ob diese Cystolithen darstellen, d. h. ob sie durch eine Zellwandschicht (Kammerwandung, Körperchenhaut, oder wie man es sonst nennen wollte) von dem Zellumen abgegrenzt sind oder nicht.

Kurze Zusammenfassung.

Bei erneuten Untersuchungen hat sich meine Vorstellung vollauf bestätigt, nach der die Kieselkörperchen in der Wurzelendodermis bei Andropogoneen als stiellose Kieselcystolithen aufzufassen sind. Diese Körperchen will ich, wie früher (14, 15), mit dem Namen von Professor RASDORSKY benennen, denn seine Beobachtung, daß

---

1) Was die ROTHERTsche Terminologie anbetrifft, so ist aus dem Kontext seiner Abhandlung leicht zu ersehen, daß er den Begriff Cystolithen im engsten Sinne auffaßt (8, S. 1220, erste Spalte), und daß seine oben zitierte Äußerung nichts anderes darstellt, als das kürzeste Résumé der Entwicklungsgeschichte des Cystolithen von *Ficus elastica* (8, S. 1220, zweite Spalte).

die Kieselkörperchen bei *Andropogon saccharatus* Kunth. auffälligerweise an Schrauben erinnern, hat mir den Anlaß zu den Arbeiten gegeben, welche die von KLINGE ausgeführten Beobachtungen wohl nicht unwesentlich erweitern und vervollständigen.

Den Bau und die Entwicklungsgeschichte der RASDORSKYschen Körperchen habe ich diesmal für die Wurzelendodermis von fünf weiteren Arten von Andropogoneen untersucht und beschrieben; das sind: *Andropogon argenteus* Ell., *Andropogon halepensis* Brot., *Sorghum vulgare* Pers. var. *sudanensis*, *Andropogon formosus* Klotzsch. und *Eulalia japonica* Trin.

Die RASDORSKYschen Körperchen habe ich auch an der Peripherie der Wurzeln von *Sorghum vulgare* Pers. var. *sudanensis* und von *Andropogon halepensis* Brot. gefunden, und zwar in einer Zellenschicht, die ihrem Bau nach in hohem Grade an eine invers gestellte Endodermis erinnert; diese Schicht stellt die Exodermis bzw. den nächst tiefer von dieser liegenden Zellenring dar.

Die RASDORSKYschen Körperchen wurden von mir auch in den Rhizomen von *Andropogon halepensis* Brot. beobachtet, und zwar in den Zellen der endodermisartigen Scheiden von Gefäßbündeln.

RASDORSKYsche Körperchen habe ich auch in den Luftwurzeln von *Andropogon formosus* Klotzsch. beobachtet, d. i. in solchen den Stengelknoten entspringenden Nebenwurzeln, die den Boden noch nicht berühren; auch in unterirdisch angelegten Wurzeln, die noch nicht aus dem Knoten hervorgetreten waren, habe ich die Körperchen beobachtet.

Bei *Andropogon formosus* Klotzsch. beobachtete ich unter anderem eine gallertartige Scheide an den oberirdischen Teilen aller Wurzeln; die Scheide enthält eine Menge verschiedenartiger Mikroorganismen. — Leider weiß ich nicht, ob meine Beobachtung für diese Grasart neu ist.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor RASDORSKY meinen aufrichtigsten Dank zu sagen, in dessen Laboratorium die vorliegende Untersuchung ausgeführt wurde. Möge diese Arbeit meinem Lehrer eine gewisse Befriedigung am Tage seiner zehnjährigen Tätigkeit (November 1918 bis November 1928) an der Landwirtschaftlichen Hochschule Wladikawkas gewähren.

Zitierte Literatur.

1. J. KLINGE. Vergleichend histologische Untersuchung über Gramineen- und Cyperaceen-Wurzeln, insbesondere der Wurzel-Leitbündel. St. Petersburg. 1879. S. 1-70. Mit 3 Tafeln.

2. F. KOHL. Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg. 1889.
3. Index Kewensis plantarum phanerogamarum. Fasc. I. 1893.
4. H. SOLEREDER. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart. 1899.
5. ASCHERSON und GRAEBNER. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Bd. II. 1902.
6. Index Kewensis plantarum phanerogamarum. Supplementum primum. Bruxelles. 1901—1906.
7. O. VON KIRCHNER, E. LOEW und C. SCHRÖTER. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas.
   a) Lieferung 8. Band I, 2. Abteilung. Bogen 1—6. Stuttgart. 1908.
   b) Lieferung 15. Band I, 2. Abteilung. Bogen 13—18. Stuttgart. 1912.
8. W. ROTHERT. Gewebe der Pflanzen (TEICHMANNs „Handwörterbuch der Naturwissenschaften“. Bd. IV, S. 1144—1284. Jena. 1913).
9 H. PFEIFFER. Über die Stellung der Gattung *Caustis* R. Br. im natürlichen System („Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft“, Bd. XXXVII, S. 415-419, mit Tafel V. Berlin. 1919.
10. H. N. VINALL und R. E. GETTY. Sudan grass and related plants („Bulletin of United States' Departement of agriculture“. N 981. Washington. 1921).
11. H. PFEIFFER. Die Kieselzellen innerhalb der Gefäßbündelscheide bei *Cladium Mariscus* R. Br. („Beihefte zum Botanischen Centralblatt“, Bd. XXXVIII, Abt. I, S. 401—404, mit Taf. IX. 1921).
12. — —. Der heutige Stand unserer Kenntnisse von den Kegelzellen der Cyperaceen („Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft“, Bd. XXXIX, S. 353-364. Berlin. 1921).
13. G. VON WISSELINGH. Die Zellmembran (LINSBAUERs „Handbuch der Pflanzenanatomie“, I. Abt., 1. Teil, Bd. III/2. Berlin. 1924).
14. G. BORISSOW. Über die eigenartigen Kieselkörper in der Wurzelendodermis bei *Andropogon*-Arten („Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft“, Bd. XLII, S. 366—380, mit 19 Textfiguren. Berlin. 1924).
15. — —. RASDORSKYs Körperchen beim *Ravenna*-Gras („Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft“, Bd. XLIII, S. 178—184, mit Taf. VIII. Berlin. 1928.
16. H. PFEIFFER. Aus der Entwicklungsgeschichte der Kegelzellen der Cyperaceen („Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft“, Bd. XLIII, Generalversammlungsheft, S. (26)-(32), mit 1 Textfigur. Berlin. 1925.

Figurenerklärung der Tafeln XV—XVIII.

Die Zeichnungen sind von dem Autor mit Hilfe des großen ABBE-ZEISSschen Zeichenapparats hergestellt; dabei wurde das LEITZsche Mikroskop benutzt.

Tafel XV.

Fig. 1—2. *Andropogon formosus* Klotzsch.

Fig. 1. Habitusbild des unteren Teils der Pflanze mit den unterirdischen Wurzeln und den Luftwurzeln.

Fig 2. Querschnittsteil aus einer unterirdischen Wurzel. × 560 (System 7, Okular 8×).

Fig. 3—6. *Andropogon halepensis* Brot.
Fig. 3. Querschnittsbild eines Bündels aus dem Rhizom. × 430 (System 7, Okular 5 ×, Tubuslänge 170 mm).
Fig. 4. Detail zur Figur 3. × 790 (System 7, Okular 10 ×, Tubuslänge 170 mm).
Fig. 5. Querschnittsteil aus einer älteren Wurzel. × 790, (System 7, Okular 10, Tubuslänge 170 mm).
Fig. 6. Kieselskelette aus der Endodermis:
a) in Aufsicht (× 430, System 7, Okular 5 ×, Tubuslänge 170 mm),
b) im Querschnitt (× 790, System 7, Okular 10 ×, Tubuslänge 170 mm).

Tafel XVI.

Querschnittsbilder aus den Wurzeln.

Fig. 7—8. *Eulalila japonica* Trin.
Fig. 7. × 300 (System 7, Okular OB).
Fig. 8. × 1020 (System 7, Okular 10 ×, Tubuslänge 200 mm).
Fig. 9—10. *Andropogon argenteus* Ell. × 720 (System 7, Okular 10 ×).
Fig. 9. Jüngere Wurzel.
Fig. 10. Ältere Wurzel.
Fig. 11—12. *Erianthus Ravennae* P. B.
Fig. 11. (System 7, Okular 10 ×, Tubuslänge 250 mm).
Fig. 12. Das Präparat nach der Behandlung mit Flußsäure gezeichnet. × 880 (System 7, Okular 10 ×, Tubuslänge 180 mm).
Fig. 13. Entwicklungsschritte der Kieselkörperchen. × 720, (System 7, Okular 10 ×),
a_1—d_1: von *Erianthus Ravennae* P. B.
a_2—d_2: von *Andropogon formosus* Klotzsch.

Tafel XVII.

Fig. 14 a—f. Entwicklungsstadien der Kieselkörperchen in den Luftwurzeln von *Andropogon formosus* Klotzsch. × 560 (System 7, Okular 8 ×).

Tafel XVIII.

Querschnittsbilder aus den Wurzeln.

Fig. 15—16 a—d. *Sorghum vulgare* Pers. var. *sudanensis*.
Fig. 15. (Detail einer älteren Wurzel.) × 720 (System 7, Okular 10 ×).
Fig. 16 a—d, × 300 (System 7, Okular OB).
Fig. 17. *Andropogon halepensis* Brot. × 110 (System 3, Okular 10 ×).

50. Bruno Schussnig: Zur Entwicklungsgeschichte der Siphoneen.

(Mit 1 Abbildung im Text.)

(Eingegangen am 20. Juli 1928. Vorgetragen in der Julisitzung.)

In einer kürzlich erschienenen Mitteilung berichtete ich darüber, daß die Reduktionsteilung bei *Cladophora glomerata* nicht, wie dies bisher allgemein angenommen wurde, bei der Auskeimung der Zygote erfolgt, sondern daß sie in den sporogenen Zellen, also vor der Bildung der Schwärmer, stattfindet. Das Material, das mir bei dieser ersten Untersuchung zur Verfügung stand, war nicht ausreichend und auch nicht einwandfrei genug, um weitere Schlüsse daraus zu ziehen. Vor allem konnte ich nicht mit vollkommener Sicherheit entscheiden, ob Zoosporen und Gameten auf demselben oder auf zwei getrennten Individuen vorkamen, d. h. mit anderen Worten, ob *Cladophora glomerata* einen reinen Diplobionten vorstellt oder ob bei ihr ein Wechsel zwischen einer diploiden und einer haploiden Phase erfolgt. Aus meinen ersten Beobachtungen an genanntem Material glaubte ich den ersteren Schluß ziehen zu dürfen; meine späteren Untersuchungen dagegen, über die ich im folgenden kurz berichten will, zeigten mir, daß andere *Cladophora*-Arten sich anders verhalten, so daß meine Interpretierung des Falles *Cladophora glomerata* unrichtig wäre oder nur einen besonderen Fall darstellen würde. Mit Unterstützung des „International Education Board" habe ich seit dem Februar dieses Jahres meine Untersuchungen an der Zoologischen Station in Neapel auf breiter Basis fortsetzen können und habe außer der Gattung *Cladophora* auch noch *Codium*, *Bryopsis*, *Dasycladus*, *Derbesia* und *Acetabularia* in den Bereich meiner Studien gezogen. Für dieses Mal will ich nur über *Cladophora* und *Codium* berichten, da die Untersuchung der übrigen Gattungen noch im Gange ist.

Zu allererst wollte ich mich von der Richtigkeit der WILLIAMSschen Angabe überzeugen, nach der bei *Codium tomentosum* die Reduktionsteilung in den Gametangien, also auch vor der Gametenbildung erfolgt. Obzwar die Darstellung und die Abbildungen dieses Autors keinen Zweifel über die Richtigkeit seiner Feststellung aufkommen lassen, so war eine weitere Bestätigung bei einer anderen Art derselben Gattung jedenfalls sehr erwünscht, zumal es sich um

ganz unvermutete Dinge handelt, welche sicherlich anfangs angezweifelt werden dürften. Ich untersuchte daher im vergangenen Februar die Gametangien von *Codium elongatum*, welches zu dieser Zeit noch fruktifizierte und konnte die Angaben von WILLIAMS durchaus bestätigt finden. Da von *Codium* das weitere Verhalten der Gameten und ebenso die Zygotenkeimung bekannt ist, so kann es wohl nunmehr keinem Zweifel unterliegen, daß *Codium* einen Diplobionten darstellt und daß mithin bei der Auskeimung der Zygote, welche direkt (ohne vorherige Ausbildung von Karpozoosporen) erfolgt, keine Reduktionsteilung stattfinden kann! Da dieser Fall also aufgeklärt ist, so wandte ich mich dem Studium der Cladophoren zu, welche in zahlreichen Arten, und z. T. in üppigstem Ausschwärmen begriffen, von Mitte März etwa bis in den Juni hinein im Golfe auftraten.

Bei der Gattung *Cladophora* wollte ich zwei Punkte in einwandfreier Weise aufklären: 1. ob die Reduktionsteilung tatsächlich vor der Schwärmerbildung stattfindet und 2. was aus diesen Schwärmern im Verlauf der weiteren Entwicklung wird. Der erste Punkt mußte zytologisch, der zweite experimentell geklärt werden. Ich wandte daher beide Methoden an. Zytologisch habe ich bisher 5 Arten näher verfolgt, davon zwei eingehender untersucht. Bei allen 5 Arten fand ich die Reduktionsteilung in den sporogenen Mutterzellen, also noch vor der Ausbildung der Schwärmer. Arten mit Schwärmern, welche infolge von somatischen Kernteilungen entstanden sind, bekam ich noch nicht zu Gesicht, obzwar es solche auch geben muß. Bei den zwei näher untersuchten Arten, die sich infolge ihrer Durchsichtigkeit und ihrer relativ großen Kerne besonders dazu eigneten, konnte ich alle Stadien der heterotypen und homöotypen Kernteilung mit größter Deutlichkeit verfolgen. Dabei stellten sich allerlei interessante Einzelheiten heraus in bezug auf die Umwandlungen der vegetativen in die sporogenen Zellen, ferner über die Veränderungen in den Zellkernen und über die Ausbildung der Schwärmzellen. Über dies alles werde ich in der zusammenfassenden Bearbeitung mit allen bildlichen Belegen berichten. Hier mögen bloß die wesentlichen Züge dieser Vorgänge Erwähnung finden.

Alle *Cladophora*-Arten, die ich bisher im Golf sah, sind durch bandförmige Chromatophoren ausgezeichnet, in denen die verhältnismäßig großen Pyrenoide eingestreut sind. Diese Chromatophorenbänder bilden in den erwachsenen vegetativen Zellen ein mehr oder minder dichtes Netzwerk, welches im protoplasmatischen Wand-

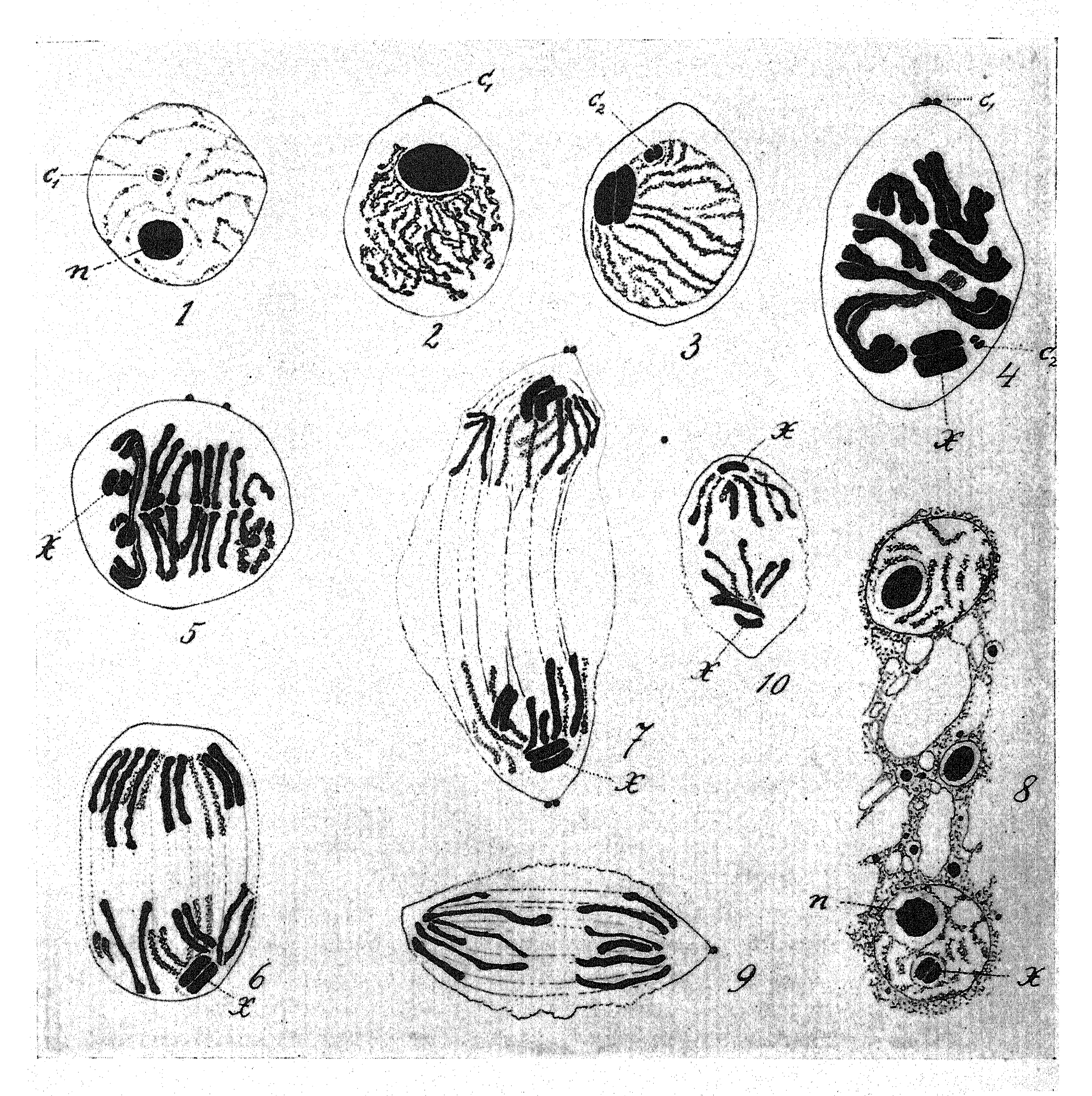
belag gleichmäßig verteilt ist. Zu Beginn der Veränderungen, welche die Sporogenese ankündigen, ändert sich dieses Bild, und zwar konnte ich bisher zwei Typen beobachten.

Beim ersten davon werden die Chromatophorenbänder so eingezogen, daß sie sich, zusammen mit dem Protoplasma, um die vorhandenen Kerne herum verdichten. Da die Zellkerne in der Regel in ziemlich gleichen Abständen innerhalb der Zelle verteilt sind, so bekommt eine solche Zelle ein gebändertes Aussehen, das demjenigen von *Sphaeroplea* nicht unähnlich ist. Die Zellkerne, die im Bereich dieser Querbänder gelegen sind, weisen eine bedeutendere Größe auf als die in den vegetativen Zellen. Sie befinden sich zu dieser Zeit auch meistens schon im Zustande der Synapsis. Während der darauffolgenden heterotypen und homöotypen Teilungsschritte werden das Protoplasma und die Chromatophorensubstanz immer dichter, so daß sie beim Studium der karyologischen Prozesse oft nicht wenig störend wirkten. Es ist ferner für diesen Typus charakteristisch, daß alle Umwandlungen der Kerne ziemlich synchron ablaufen. Nach erfolgter Reduktionsteilung aller in der sporogenen Zelle vorhandenen Zellkerne, werden um diese haploiden Kerne herum das Plasma und die Chromatophoren wiederum durch konzentrische Verdichtung in die Anlagen der Schwärmer angeordnet, die sich dann durch stärkere Abrundung allmählich in die Schwärmzellen umbilden. Der Kern wandert gegen den Geißelpol, und das Basalkorn wird vom Zellkern geliefert. Mithin entstehen in diesen Fällen viermal so viel Schwärmer, als ursprünglich Kerne in der sporogenen Mutterzelle enthalten waren. Eine Variante dieses soeben geschilderten Typus ist darin gegeben, daß in den fertigen Sporangien weit mehr Schwärmer entstehen als ursprünglich Kerne in der sporogenen Zelle vorhanden waren. Das ist darauf zurückzuführen, daß in solchen Fällen nach dem homöotypen Teilungsschritt die haploiden Kerne sich noch ein paarmal teilen. Das erinnert etwa an das Verhalten der Kerne im Ascus der Pilze.

Beim zweiten Typus verdichtet sich die Chromatophorensubstanz in der Weise, daß die Lücken zwischen den Netzmaschen immer enger werden, so daß die sporogenen Zellen, namentlich bei schwächeren Vergrößerungen, gleichmäßig dicht und dunkelgrün erscheinen. Unter diesem Chromatophorennetzwerk liegen die verhältnismäßig recht zahlreichen Kerne ziemlich unregelmäßig verstreut, und soviel ich bisher sehen konnte, machen sie ihre Teilungen regellos durch. Da ich aber diesen Typus noch nicht sehr genau studieren konnte, so behalte ich mir dessen genauere Beschreibung für später vor.

Während die Prophase-Stadien der heterotypen Teilung, namentlich die Synapsis, bei allen von mir bisher untersuchten *Cladophora*-Arten gar nicht selten anzutreffen sind, gilt für die späteren Phasen der Kernteilungen nicht dasselbe. Das Studium dieser Vorgänge erfordert sehr viel Zeit, und vor allem ist die genaue Feststellung der Chromosomenzahl mitunter recht schwierig. So kommt es, daß ich heute erst in der Lage bin, bloß für zwei Arten die Chromosomen-Zahlen mit vollkommener Sicherheit anzugeben. Es sind das die zwei Arten, die ich provisorisch mit den Protokollnummern 60 und 43 belegt habe. Eine verläßliche Artbestimmung konnte und wollte ich noch nicht vornehmen, denn einerseits ist das Vergleichsmaterial im Stations-Herbar zu spärlich, und zweitens habe ich den Verdacht, daß vielfach Formen als besondere Arten beschrieben wurden, die höchstwahrscheinlich nur Entwicklungsformen bestimmter Arten sind. Die Artsystematik dieser Gattung ist überhaupt eine sehr schwierige Sache, da, wie ich gesehen habe, große Schwankungen im Habitus, je nach dem Entwicklungszustande, vorkommen können. Auch auf ein und demselben Individuum kann es zwischen Basis und Rand des Büschels zu so weitgehenden Unterschieden kommen, daß, wenn man die zwei Teile getrennt in die Hand bekommt, man die Überzeugung gewinnen kann, zwei „gute" Arten vor sich zu haben. Erst die genaue Untersuchung aller zellmorphologischer Details, die Feststellung der Chromosomenzahlen und die Aufdeckung der weiter unten noch zu besprechenden Generationen wird mir eine verläßliche Artunterscheidung der im Golfe vorhandenen Arten dieser Gattung ermöglichen.

Am genauesten habe ich die Kernvorgänge in den sporogenen Zellen der *Cladophora* Nr. 43 bisher verfolgt und da sich die anderen, soviel ich bisher sehen konnte, ähnlich verhalten, so will ich die Ergebnisse dieser Untersuchung hier im Auszug wiedergeben. Der Ruhekern in den vegetativen Zellen besitzt einen stark färbbaren Binnenkörper und einen mehr oder minder stark strukturierten Außenkern. Die Färbungsintensität des letzteren ist im allgemeinen schwächer als die des Nukleolus. Außer dem Binnenkörper liegt im umgebenden Kernraum ein ebenfalls sich stark färbendes Korn, welches deutlich größer ist als die übrigen Körnchen der Außenkernstruktur. Zu Beginn der Sporogenese verblaßt zunächst der Außenkern, wobei das eben genannte Korn ganz besonders deutlich hervortritt (Fig. 1). Dabei gewahrt man, daß es sich geteilt hat, die Gestalt eines Doppelkorns oder Doppelstäbchens annehmend. Die bis dahin gleichmäßig körnige Struktur des Außenkernes verändert sich jetzt, und man sieht, wie ganz feine, schwach gefärbte Fäden



Reduktionsteilung, Entstehung und Verteilung des X-Chromosoms bei *Cladophora* (Nr. 43).

C_1 = erstes Centriolpaar, C_2 = zweites Centriolpaar, n = Nukleolus (Vergr. 8000×). 1. Kern einer sporogenen Zelle vor der R.-T. 2. und 3. Synapsis-Stadien. 4. Späte Diakinese mit 6 Chromosomenpaaren und dem gespaltenen X-Chromosom. 5. Beginn der heterotypen Metaphase mit längsgespaltenen Autosomen. 6. Heterotype Anaphase, das gespaltene X-Chromosom wandert an den einen Pol. 7. Späteres Stadium, sonst wie 6. 8. Interphase-Kerne nach dem heterotypen Teilungsschritt. Nur einer führt das gespaltene X-Chromosom. 9. und 10. Homöotype Anaphasen, bei 9 mit je 6 Chromosomen, bei 10 mit je 7 (6+X).

den Außenkernraum durchziehen (Fig. 1). Diese Fäden verdicken sich allmählich und nehmen nach und nach einen parallelen Verlauf an, um sich schließlich zu dem Synapsisknäuel zu verdichten. Zur Zeit der Synapsis liegen die zwei früher erwähnten Körnchen nicht mehr im Kernraum, sondern sie liegen jetzt außen an der Kernmembran. Es sind das die zwei ersten Centriole, die an dem einen Pol der künftigen Spindel ihren Platz eingenommen haben (Fig. 4, 5 c_1). Gleichzeitig aber, also auch im Stadium der Synapsis, sieht man im Kernraum neben dem chromatischen Schleifenknäuel noch ein Körnchenpaar liegen, welches dieselbe Größe und dasselbe Aussehen wie das erste besitzt (Fig. 3 c_2). Dieses Doppelkorn wandert später auch aus dem Kernraum heraus, und zur Zeit der beginnenden Metaphase sehen wir es am entgegengesetzten Pol des inzwischen ellipsoidisch gestreckten Kernraumes liegen. Das ist das zweite Centriolenpaar, welches am anderen Pol der später sich entwickelnden Spindel liegt. Die Spindel des ersten, heterotypen Teilungsschrittes führt mithin an ihren beiden Polen je zwei Centriole (Fig. 7). Der Nukleolus nimmt während dieser Zeit ein wenig an Größe ab, aber er verschwindet nicht ganz und auch seine Färbbarkeit bleibt unverändert (Fig. 1—3). Schon zur Zeit der Synapsis, aber deutlicher bei Beginn der Metaphase wie auch schon bei der Diakinese, weist dieser „Nukleolus" einen deutlichen Längsspalt auf. Während er früher eine mehr oder weniger rundliche Gestalt besaß, so zeigt er jetzt eine längliche Form. Die Synapsisfäden sind auf diesen Nukleolus, der immer dem einen Pol, und zwar demjenigen, an welchem die ersten zwei Centriole auftreten, zugewandt ist, zentriert (Fig. 2 u. 3). Inzwischen hat sich der Kernraum bedeutend vergrößert und hat auch eine längliche, ellipsoide Gestalt angenommen. Im darauffolgenden Stadium der Diakinese liegen darin 6 Gemini von in ihrer Größe etwas verschiedenen Doppelchromosomen (Fig. 4). Außerdem liegt der längsgespaltene „Nukleolus" neben den 6 Gemini. Diese ordnen sich nun in die Spindelrichtung an und sind jetzt schon der Länge nach gespalten. Es wandern also zu den beiden Polen je 6 längsgespaltene Chromosomen (Fig. 5). Die eine Spindelhälfte bekommt aber außerdem noch den gespaltenen „Binnenkörper", der sich jetzt schon, und noch mehr in seinem Verhalten bei den folgenden Kernphasen, als X-Chromosom entpuppt (Fig. 5—7). Bei der Rekonstruktion der aus der heterotypen Teilung hervorgegangenen zwei Kerne findet man nur in einem derselben das X-Chromosom, welches während der Interkinese individualisiert bleibt (Fig. 8). Bei der darauf folgenden homöotypen Teilung,

bei der die Spindelpole bloß ein Centrosom führen, erfolgt schließlich die Verteilung von Autosomen und der zwei Hälften des X-Chromosomes in der Weise (Fig. 9 u. 10), daß zwei Kerne bloß 6 Autosomen erhalten und die anderen zwei 6+1X. Mithin führen die diploiden Kerne 12 Chromosomen und ein im „Nukleolus" verborgenes Geschlechtschromosom. Die haploide Zahl ist 6 bzw. 7. Auffallend ist es dabei, daß die Chromosomenzahlen viel kleiner sind als bei *Cladophora glomerata*, denn z. B. bei *Cladophora* Nr. 60 zählte ich in den somatischen Kernen 24 Chromosomen, und soviel ich bei den anderen Formen schätzungsweise sah, so dürfte es sich überall um verhältnismäßig kleine Zahlen handeln.

Ich möchte an dieser Stelle ganz kurz auf die merkwürdige Analogie im Verhalten und in der Verteilung des X-Chromosoms zu ähnlichen Fällen bei Insekten hinweisen. So ist die Lokalisierung des X-Chromosoms im „Nukleolus" ohne weiteres mit der Erscheinung der Hetropyknose in eine Reihe zu setzen. Der Fall von *Cladophora* erinnert sehr stark an jenen von *Anasa tristis*. Ein wesentlicher Unterschied besteht aber darin, daß der Diplont von *Cladophora* im hier beschriebenen Falle der Genomformel 2n+x entspricht, mithin dieselbe Formel wie das diploide Männchen von *Anasa* (resp. *Lygaeus*-Typus) hat, während das Weibchen die Formel 2n+2x besitzt. Dieser Tatbestand scheint mir sowohl in genetischem Sinne als auch in bezug auf die Phylogenie des Geschlechtschromosomen-Mechanismus von ganz besonderer Wichtigkeit zu sein, und ich werde in der Gesamtdarstellung meiner Neapeler Untersuchungen auf diesen Fall näher zurückkommen.

Somit habe ich die erste Frage, die ich mir eingangs gestellt hatte, nämlich ob bei den Cladophoren die Reduktionsteilung in den sporogenen Zellen vor der Schwärmerbildung vorkommen kann, an mehreren Arten einwandfrei im positiven Sinne beantwortet.

Die soeben geschilderten Kernverhältnisse konnte ich erst viel später aufdecken, denn zur Zeit, als das Material gerade im Ausschwärmen begriffen war, hatte ich vollauf mit der Lebendbeobachtung, mit den Stundenfixierungen und mit der Aufstellung der Kulturen zu tun. Das erwähne ich hier ausdrücklich um darzutun, daß ich alle Beobachtungen, von denen in dieser kurzen Mitteilung die Rede ist, in durchaus unvoreingenommener Weise angestellt habe. Ich wußte so auch anfangs nicht, was für eine Art von Schwärmern vor mir lag. Trotzdem traf ich für alle Fälle Vorkehrungen, um eine eventuell stattfindende Kopulation nachzuweisen, zumal die Schwärmer aller von mir bisher beobachteten

Arten — bis auf eine einzige Ausnahme — zwei Geißeln besaßen. Da ich für das Gelingen einer Kopulation auch auf die Möglichkeit einer Heterothallie oder Diöcie rechnen mußte, so sammelte ich die Schwärmer verschiedener Individuen derselben Art in Schalen und brachte sie dann in kleine Uhrschälchen zusammen, wobei ich sowohl Seewasser als auch Nährflüssigkeit dazu anwandte. Auch Schwärmer verschiedener Arten goß ich auf dieselbe Weise zusammen, doch niemals trat, auch nicht nach vielen Stunden, eine Kopulation ein. Die Schwärmer schwammen sehr lebhaft durch 1 bis 2 Stunden im Wasser herum und setzten sich schließlich einzeln am Boden oder an den Seitenwänden der Kulturschalen fest. Aus diesem Verhalten glaubte ich zuerst schließen zu dürfen, daß es sich um vegetative Zoosporen handle; als ich aber später die in Kultur genommenen Arten zytologisch untersuchte, war mir im ersten Augenblick die Sache gar nicht klar, denn eigentlich hätte man erwarten sollen, daß die aus der Reduktionsteilung in den sporogenen Zellen hervorgegangenen Schwärmer miteinander hätten kopulieren sollen. Das weitere Verhalten der Schwärmer in den Kulturen gab mir endlich die Antwort auf diese noch offene Frage.

Die haploiden Schwärmer setzten sich fest und umgaben sich im Verlauf von wenigen Tagen mit einer festen und dicken Membran. Ihr Inhalt war, und ist heute noch zum größten Teil, ganz voll mit Reservestärke angefüllt, so daß diese festgesetzten Sporen durchaus den Eindruck von Dauerorganen machen. Dieser Eindruck wird auch durch die Beobachtung im Freien unterstützt, denn jetzt im Sommer findet man an allen jenen Stellen, an denen im Frühjahr die Cladophoren so üppig vegetierten, keine Spur mehr davon. Dafür dürfte in erster Linie die Wärme des Wassers verantwortlich zu machen sein, denn als ich meine Kulturen auf einen Kühltisch stellte, begann schon nach wenigen Tagen ein merklich lebhafteres Wachstum. Zu Beginn der Auskeimung wird zuerst am basalen Ende der Spore ein Rhizoid entwickelt, das etwa 3 bis 4 Zellen lang ist. Außerdem können, ebenfalls vom basalen Sporenteil aus, noch weitere einzellige sekundäre Rhizoide hervorsprossen. Man sieht daraus deutlich, daß bei der Auskeimung zu allererst an die Befestigung des Keimlings gedacht wird, da es sich um lauter Formen handelt, die in der Litoralzone, in geringer Tiefe wachsen und daher der Brandungstätigkeit stark ausgesetzt sind. Die Spore selbst bleibt während dieser Zeit noch unverändert. Erst wenn die Verankerung genügend fest ist, wird der apikale Teil der Sporenmembran an einer papillenartig vorgebildeten Stelle gesprengt, und es wächst daraus der primäre Faden heraus. Dieser

Keimfaden besteht zunächst bloß aus wenigen Zellen und hat einen weit geringeren Durchmesser als die Spore und ist auch wesentlich dünner als die Fäden der diploiden Individuen, aus denen er hervorgegangen ist.

Aus diesen durchaus empirisch gewonnenen Tatsachen geht zunächst eines mit Sicherheit hervor, daß es sich im Falle unserer Schwärmer nicht um parthenogenetische Gameten handeln kann, denn soweit wir über solche Gameten bei den Grünalgen informiert sind, haben sie keine lange Lebensdauer, und vor allem gehen sie niemals in ein Dauerstadium über. Es bleibt daher nur die eine Annahme übrig, daß die soeben beschriebenen Keimlinge junge Gametophyten darstellen, die aller Voraussicht nach entweder in den Herbstmonaten oder vielleicht erst im kommenden Frühjahr ihre volle Entfaltung erreichen werden. Ich habe deshalb versucht, die Kulturen möglichst kühl zu halten, doch geht die Temperatur des Neapeler Leitungswassers in dieser Jahreszeit (Juli) kaum unter 15 Grad Celsius herunter. Wenn wir es mit einer streng eingehaltenen, inhärenten Periodizität zu tun haben, so werden auch diese Hilfsmittel natürlich nichts nützen. Von diesen Gametophyten läßt sich mit großer Wahrscheinlichkeit voraussagen, daß sie über kurz oder lang die kopulationsfähigen Gameten erzeugen werden, aus denen die Zygoten und aus diesen die diploiden Individuen hervorgehen werden. Es fragt sich bloß, welchen Umfang diese Gametophyten annehmen werden, ob sie ähnlich wie die diploiden Individuen werden (etwa nach dem Typus Dictyota) oder ob sie kleiner bleiben (ähnlich wie z. B. bei Laminaria). Da aber von STRASBURGER gerade in Neapel Gametenkopulation bei einer *Cladophora*-Art nachgewiesen wurde, so ist eher der erstere Fall zu erwarten. Über diesen letzten Punkt des Entwicklungszyklus kann ich heute noch keine definitive Auskunft geben, doch zweifle ich nicht daran, daß ich es in Kürze nachtragen werde.

Aus der Tatsache, daß diese soeben beschriebenen haploiden Individuen in der Folge einer Reduktionsteilung entstehen, wie auch aus dem Umstande, daß ich bei einer *Cladophora*-Art die Geschlechtschromosomen nachweisen konnte, geht jedenfalls mit ziemlicher Sicherheit hervor, daß diese haploiden Individuen geschlechtlich getrennt sind. Darauf dürfte meiner Meinung nach auch die Tatsache zurückzuführen sein, daß so selten bisher Kopulationsakte bei den Cladophoren beobachtet wurden. Ob STRASBURGER mit verschiedenen Individuen operiert hat, ist heute nicht mehr festzustellen. Man vergesse auch nicht daran zu denken, daß bis heute niemals Cladophoren von diesen Gesichtspunkten

aus untersucht wurden, und daß daher das Mißlingen der Beobachtung von Gametenkopulationen sehr leicht auf den erwähnten Umstand zurückgeführt werden kann[1]).

Schon aus dem Wenigen, was ich im Vorangehenden mitgeteilt habe, geht es klar hervor, daß die Verhältnisse des Kernphasen- und Generationswechsels bei den Chlorophyceen nicht so einfach sind, wie man dies bisher annahm. Aus meinen Ausführungen geht das wichtige Resultat hervor, daß bei *Cladophora* aller Wahrscheinlichkeit nach ein antithetischer Generationswechsel vorhanden ist und daß *Codium* dem Typus eines Diplobionten entspricht. Wir hätten damit innerhalb des Chlorophyceenstammes bereits die drei wichtigsten Etappen in dem Entwicklungsgang des Generationswechsels vor uns, wie er bei den Phäophyceen schon seit einigen Jahren aufgedeckt ist. Natürlich müssen noch weitere Untersuchungen an anderen Gattungen der Siphoneen zeigen, wieviele Varianten noch realisiert sind, und da sind eben die von mir ausgewählten Gattungen, die ich eingangs aufzählte, geeignet, um auf diese Fragen weitere Antworten zu geben. Da aber diese Untersuchungen noch nicht sehr weit gediehen sind, so beschränke ich mich bloß auf die hier besprochenen zwei Formen. Bis zum Herbst werde ich schon so weit sein, auch darüber mehr zu veröffentlichen.

Neapel, Zoologische Station, Juli 1928.

Literatur-Verzeichnis.

HARTMANN, M., Allgemeine Biologie. Jena 1927.

OLTMANNS, F, Morphologie und Biologie der Algen. II. Aufl. Jena 1922/23.

PAULMIER, F. C., The Spermatogenesis of Anasa tristis. Journ. of Morphol., XV., Supplem. 1899.

SCHUSSNIG B., Die Reduktionsteilung bei *Cladophora glomerata*. Österr. botan. Zeitschr., LXXVII. 1928.

—, —, Die pflanzliche Zelle im Lichte der Phylogenie. Biol. Generalis. II. 1927.

WILLIAMS, M. M., Contribution to the Cytology and Phylogeny of the Siphonaceous Algae. I. The Cytology of the Gametangia of Codium tomentosum (Stackh.) Proceed. of the Linnean Society of New South Wales. 1925.

---

1) Nach Fertigstellung des Manuskriptes erhielt ich einen Brief von Herrn Professor MAX HARTMANN, in welchem er mir freundlichst mitteilt, daß er bei einer *Cladophora*-Art und bei *Chaetomorpha* strenge Getrenntgeschlechtlichkeit gefunden hat. Damit findet meine oben ausgesprochene Vermutung eine glänzende Bestätigung, und ich danke auch an dieser Stelle Herrn Professor HARTMANN, daß er mir gestattet hat, diese briefliche Mitteilung hier erwähnen zu dürfen.

51. Wilhelm Troll: Zwei merkwürdige Fälle von Saftmalbildung.

(Mit 5 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 21. Juli. 1928. Vorgetragen in der Julisitzung.)

Die von der Blütenbiologie als „Saftmale" charakterisierten Zeichnungen der Blütenhülle erfreuen sich, wie bekannt, namentlich bei dorsiventralen Blüten der weitesten Verbreitung. Man hat darin einen Hinweis auf die biologische Bedeutung der Saftmale erblicken wollen. Haben ja dorsiventrale Blüten in der Regel einen komplizierteren Bau als radiäre, so daß das Auffinden des Nektars sich für die Insekten bei ihnen schwieriger gestaltet. Wie dem auch sei: sicher hat man bei der fast ausschließlich teleologischen Einstellung dem Saftmalproblem gegenüber die ganze Frage zu einseitig beurteilt und auch die Mannigfaltigkeit übersehen, in der sich die Saftmale darbieten. Zwei solcher Fälle sollen im Folgenden dargestellt werden.

Gewöhnlich handelt es sich bei den Saftmalen um Zeichnungen der Blütenhülle, besonders der Blumenkrone, die entweder dadurch entstehen, daß Teile derselben abweichend gefärbt sind oder den auch sonst vorhandenen Farbstoff in höherer Konzentration enthalten[1]). So

---

1) Es gibt aber auch „negative" Saftmale, solche nämlich, wo ein auffallender Farbstoff überhaupt fehlt. An den Petalen vieler Rosa-Arten verliert sich das Anthozyan nach der Basis zu, der gefärbte Teil geht allmählich in den nicht pigmentierten Grund des Blattes über. Sehr unvermittelt erfolgt dieser Übergang bei der Commelinacee *Dichorisandra thyrsiflora* Mikan, und zwar an den inneren Perianthblättern. Sie sind im oberen Teile tief blauviolett gefärbt, an der Basis dagegen rein weiß.

Als negatives Saftmal kann man auch die basale Zone an den Honigblättern vieler *Ranunculus*-Arten, z. B. von *R. acer*, ansprechen. Sie unterscheidet sich vom oberen Spreitenabschnitt vor allem durch ihre weniger grelle Färbung und den bedeutend geringeren Glanz. Natürlich liegt hier ein Reflexionsphänomen vor, und man könnte vermuten, daß der Gehalt des Mesophylls an Interzellularenluft an der Basis geringer ist als weiter oben. Längsschnitte bestätigen diese Annahme nicht. Vielmehr handelt es sich hier um sehr eigenartige Verhältnisse. Wie schon A. F. W. SCHIMPER (Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. wiss. Bot. XVI, 1885, S. 115 ff.) betont und später F. und S. EXNER (Die physikalischen Grundlagen der Blütenfärbungen. Sitz.-Ber. k. Akad. d. Wiss. Wien, mathem.-naturw. Kl. CXIX, Abt. I, 1910, S. 18 ff.) genauer dargelegt haben, kommt hier zu der reflektierenden Wirkung der Interzellularenluft noch ein

findet sich auf der weißen und nur von blauen Adern durchzogenen Unterlippe vieler *Euphrasia*-Arten in der Mitte ein gelber Fleck. Bei *Digitalis purpurea* trägt die Unterseite der Kronröhre eine sehr auffallende Fleckenzeichnung in Form dunkler gefärbter und weiß gehöfter Punkte. Die Unterlippe von *Lamium maculatum* oder das Labellum von *Orchis maculatus* zeigt dunkelrote Striche auf hellerem Grund.

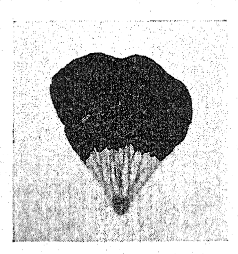


Abb. 1. Honigblatt von *Ranunculus acer*, mit dem die Jodreaktion ausgeführt wurde.

Besonders auffallend sind die Saftmale dann, wenn sie an erhabenen Stellen der Blütenhülle, entweder Vorwölbungen derselben oder emergenzartigen Bildungen, auftreten. Ersteres ist bekannt für *Linaria*- und *Antirrhinum*-Arten. Wie an anderer Stelle hervorgehoben

---

Stärketapetum hinzu. Als solches erweist sich nämlich die unter der Epidermis der Oberseite gelegene Zellschicht, deren Zellen mit Stärkekörnern geradezu vollgepfropft sind. Die Stärkekörner verhalten sich in dem Medium des Zellsaftes optisch ähnlich wie die Fettröpfchen in einer Emulsion (z. B. Milch), d. h. sie reflektieren das Licht total. Wie ein hübscher Versuch zeigt, findet sich dieses Stärketapetum tatsächlich nur im oberen, greller gefärbten Teil der Honigblattspreite. Man bringt die Honigblätter in Alkohol, evakuiert sie unter der Luftpumpe und setzt dem Alkohol Jod zu. Darauf nimmt der obere Spreitenabschnitt schwärzliche Färbung an, während die basale Zone vollkommen hell bleibt (Abb. 1).

Auch an bereits abfallenden Honigblättern tritt diese Reaktion noch deutlich hervor. Die großen Stärkevorräte gehen also wohl zum größten Teil verloren und werden nicht in die Pflanze zurücktransportiert IVANOV (Zur Physiologie der Korolle. Ber. d. D. Bot. Ges. XLV, 1927, S. 585) hat somit den Blumenblättern bzw. Honigblättern von *Ranunculus acer* den Stärkegehalt zu unrecht abgesprochen, wenn er sagt: „Stärke fehlt gänzlich, was die Jodreaktion zeigt.“ Im Gegenteil: die Jodreaktion ist hier von einer nicht zu überbietenden Deutlichkeit. Wie sich hierin die anderen von IVANOV untersuchten Pflanzen verhalten, wäre nachzuprüfen und im Zusammenhang damit auch die Frage nach der Atmungsintensität der Petala zu behandeln, über die bisher lediglich einige ältere Angaben von SAUSSURE und MOISSON vorliegen.

wurde[1]), entsprechen diese Saftmalhöcker den Schlundschuppen der Borragineen, bei denen sie mitunter, z. B. bei *Anchusa* und *Myosotis*, ebenfalls zur Saftmalbildung herangezogen werden. Bei *Nemesia versicolor* E. Mey., wo die Unterlippe allein vom Mittelzipfel gebildet wird und ihre seitlichen Zipfel zur Oberlippe geschlagen sind, zeigt nur der Mittelzipfel den Saftmalhöcker. Er ist in der Mediane stark eingekerbt[2]), so daß tatsächlich zwei Ausstülpungen vorhanden sind. Auch bei *Linaria alpina* stehen vor dem Blüteneingang zwei solcher Saftmale, die bei dieser Art deshalb besonders auffallen, weil sie sich in orangeroter Farbe von der violetten Grundfarbe der Blumenkrone abheben.

Hierher gehören auch die kallosen Bildungen, die sich auf dem Labellum sehr zahlreicher, namentlich tropischer Orchideen finden. Es sind diese Schwielen ja auch deshalb von Interesse, weil sie als Futtergewebe den oftmals fehlenden Nektar ersetzen. Bei *Laelia anceps* zieht über die Mittellinie des Labellums ein goldgelber höckeriger Wulst, der mit der dunkelroten Grundfarbe der Lippe wirksam kontrastiert. Bei *Coelogyne cristata* sind zwei solcher Schwielen vorhanden, die hier mehr die Gestalt einer Crista haben, zumal sie am Rande gezähnt sind. Auch hier unterscheiden sie sich von der milchweißen Labellspreite durch schön goldgelbe Farbe.

Bei anderen Pflanzen werden die Saftmale durch abweichend gefärbte Haarbesätze vertreten. Das schönste Beispiel dafür sind die Sekundärblüten von *Iris*[3]), einer Gattung, deren Arten sich darin recht verschieden verhalten. So beobachtet man auf der Unterlippe der Sekundärblüte von *Iris sibirica* oder *variegata* lediglich eine von der Grundfarbe in stärkerer Sättigung oder anderem Ton abweichende Aderzeichnung. Bei *Iris reticulata* und *hispanica* (um nur zwei Beispiele zu nennen) ist die Spreite kallös verstärkt und in sattgelber Farbe von dem Blau der übrigen Blattfläche unterschieden. Bei *Iris orchioides* findet sich sogar eine Crista, die der auf dem Labellum vieler Orchideen recht ähnlich ist. *Iris germanica* und verwandte Arten endlich zeigen den bekannten helmraupenförmigen Haarwulst, d. h. die Unterlippe der Sekundärblüte ist in

---

1) Vgl. TROLL, W.: Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin 1928, S. 304 f.

2) Eine Erscheinung, die auch an den Schlundschuppen von *Myosotis* zu beobachten ist.

3) Vgl dazu TROLL, W.: a. a. O., S. 306 ff.!

ihrer Mediane an der Basis dicht mit nach vorne gerichteten Haaren besetzt, auf welche der gelbe Farbstoff beschränkt ist.[1])

Ein ähnliches „Saftmal" trifft man nun auch bei manchen *Pentstemon*-Arten an, z. B. bei *Pentstemon pubescens* Ait. Die Blüten dieser Scrophulariacee sind deutlich zweilippig (Abb. 2). Anderen Arten der Gattung gegenüber liegt die dreizipfelige Unterlippe der zweiteiligen Oberlippe an, so daß die Kronröhre geschlossen ist.

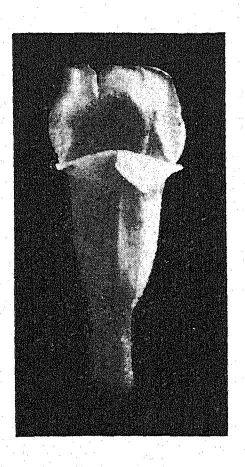


Abb. 2. *Pentstemon pubescens* Ait., Blüte von oben gesehen. Der Haarwulst auf der Unterlippe, hauptsächlich gebildet von dem weit aus der Kronröhre herausragenden Staminodium, tritt dunkler hervor. Etwas vergr.

Betrachtet man die Blüte von vorn, so sieht es aus, als hätte die Unterlippe einen ähnlichen Haarbesatz, wie wir ihn für *Iris germanica* kennen. Die Kronröhre ist außen, besonders auf ihrer Oberseite, zart blauviolett gefärbt, der Kronsaum dagegen ist weiß; von ihm hebt sich der gelb gefärbte Haarwulst deutlich ab.

---

1) Diese Haare sind nichts anderes als stark in die Länge gestreckte Papillen der Epidermiszellen. Die Epidermis der Perianthblätter von *Iris* ist, wenigstens auf der Oberseite, überhaupt stark papillös entwickelt. Bei *Iris hispanica* z. B. unterscheiden sich die Papillen der Saftmalregion nur dadurch von denen auf der übrigen Blattfläche, daß sie anstatt Anthozyan einen gelben Farbstoff führen. Bei *Iris germanica* sind diese Papillen außerordentlich verlängert und erscheinen bei makroskopischer Betrachtung als gelber Haarwulst, während sie auf der übrigen Spreitenfläche mikroskopisch klein bleiben. Der Unterschied zwischen den „gebärteten" und nicht gebärteten Arten besteht also lediglich in der Länge der Papillen des Saftmalstreifens.

Indes gehört er hier nicht der Unterlippe an, sondern dem Staminodium, das bei dieser Art besonders lang ist, aus der Kronröhre ziemlich weit hervorragt und so, wie schon DELPINO[1]) für *Pentstemon* überhaupt annahm, die „funzione nettaroviario“ recht wohl erfüllen mag.

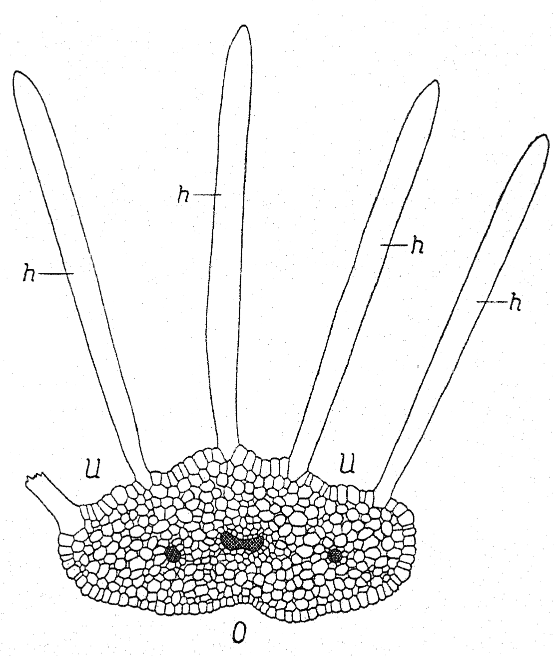


Abb. 3. *Pentstemon pubescens* Ait., Querschnitt durch das Staminodium nahe seinem Ende. O und U morphologische Ober- bzw. Unterseite; h Papillenhaare, die namentlich in ihrem oberen Teil reichlich gelbes Pigment führen. Stark vergr.

Pentstemon gehört, wie der Name schon sagt, zu jenen Scrophulariaceen, in deren Andröceum noch fünf Stamina nachweisbar sind. Nur ist, zum Unterschied z. B. von *Verbascum*, das mediane Staubblatt nicht fertil, sondern als Staminodium entwickelt. Es unterscheidet sich von den übrigen aber auch in seiner Stellung. Während die fertilen Staubblätter nach der Spitze zu bogig aufgekrümmt sind, so daß ihre Antheren unter die Oberlippe zu stehen kommen, ist das Staminodium an seiner Basis nach unten gekrümmt und legt sich der Unterlippe an. Nur ist es in den meisten Fällen nicht besonders auffällig und nach der Spitze zu nur wenig verbreitert.

1) Ulteriori osservazioni. I, S. 157.

Bei *Pentstemon unilateralis* Rydb. z. B. ist es bleich wie die Filamente der Staubblätter; es hebt sich von der (wie die ganze Blumenkrone) blauvioletten Unterlippe einigermaßen ab, und das Gleiche gilt für eine andere Art, *Pentstemon barbatus* Roth, wo es gelb und die Krone hochrot gefärbt ist. Es kann aber auch einen Haarbesatz tragen, und das ist unter anderen der Fall bei *Pentstemon pubescens.*

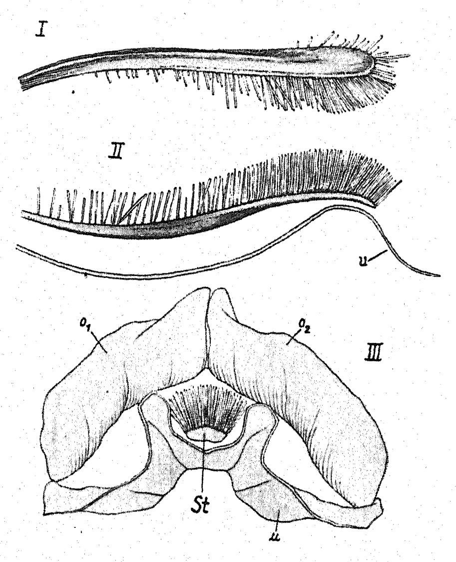


Abb. 4. *Pentstemon pubescens* Ait. I Staminodium von der (morphologischen) Oberseite. II Staminodium in seitlicher Ansicht, die Orientierung zur Unterlippe u zeigend. III Blüte in Vorderansicht, an der der freie Teil der Unterlippe u weggeschnitten wurde. St Staminodium, o_1 und o_2 die beiden Zipfel der Oberlippe. Sämtlich vergr.

In Abb. 3 ist ein Querschnitt durch das Staminodium dieser Art nahe dem Ende dargestellt. Es ist stark dorsiventral, was auch darin zum Ausdruck kommt, daß Haare nur auf seiner Unterseite zur Ausbildung gelangen. In der Blüte ist diese, infolge der Krümmung an der Basis, nach oben gekehrt. Diese Haare sind nichts anderes als Papillen von Zellen der Epidermis, die allerdings sehr stark in die Länge gewachsen sind und auch einen größeren Querschnitt als die Mutterzelle haben. In ihrer Gesamtheit stellen sie einen dichten Haarbesatz vor, und das Staminodium hat von der Oberseite betrachtet (Abb. 4 I) ein bürstenartiges Aussehen.

Wichtig aber ist vor allem seine Orientierung zur Unterlippe. Diese geht hervor aus Abb. 4 II und III, wovon III eine Vorderansicht des Kronsaumes darstellt nach Entfernung des freien Teiles der Unterlippe. Man sieht: das Staminodium ist hier in eine Rinne eingebettet, welche seitlich von zwei Falten der Kronröhre begrenzt ist. Mit seinem Ende aber liegt es, wie Abb. 4 II zeigt, der

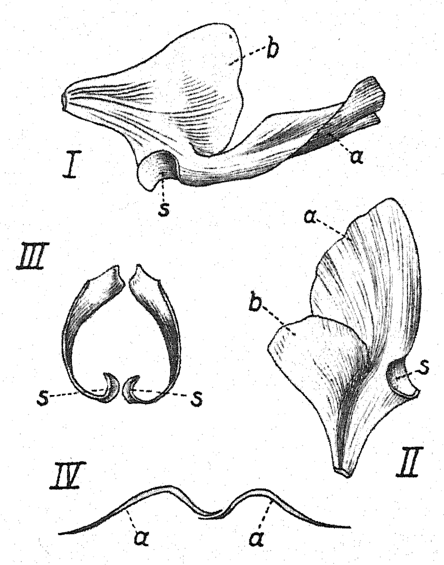


Abb. 5. *Impatiens Marianae* Rchb. f. I Laterales Blumenblattpaar von der Seite gesehen. II Dasselbe von oben. III Die beiden Paare seitlicher Petala, wie sie auf einem Querschnitt durch die Blüte in Höhe der Saftmalschwielen erscheinen. IV Querschnitt durch die von den Petalen a gebildete Unterlippe. a das längere und b das kürzere der seitlichen Petala, s lokal aufgebogener und abweichend von der Kronblattspreite gelbgefärbter Innenrand der Petala a, die Saftmalschwielen bildend. Etwas vergr.

Wölbung der Unterlippe auf, wo es sich ebenso wie ein aus ihr entspringender Haarwulst ausnimmt. Tatsächlich sind die Haare in ganz ähnlicher Weise wie z. B. im Saftmal von *Iris germanica* orientiert und etwas nach vorn gerichtet, was durch die leichte Krümmung der Spitze des Staminodiums erreicht ist. Außerdem ist auch die Unterlippe an der Basis ihrer Zipfel leicht gelb behaart.

Nicht minder originell ist die Art, wie bei der in Gewächshäusern gern gezogenen *Impatiens Marianae* Rchb. f. die Saftmale zustandekommen. Schon an anderer Stelle[1]) wurde kurz darauf

1) TROLL, W., a. a. O. S. 185 Anm. 1.

hingewiesen, daß im Eingang zur „Kronröhre“, besonders zum Kelchsporn, hier zwei ähnliche Höcker stehen, wie sie etwa die Unterlippe von *Linaria alpina* besitzt. Sie sind abweichend von der dunkelroten Blumenkrone goldgelb gefärbt und somit recht auffallend. Man könnte zunächst vermuten, daß es emergenzartige Schwielen der Blumenblätter sind wie auf dem Labellum vieler Orchideen. Doch ist dem nicht so.

Die Blüte von *Impatiens Marianae* ist, wie die anderer Arten der Gattung, resupiniert. Das mediane Petalum kommt so nach oben, während die beiden lateralen, an der Basis miteinander verwachsenen Paare nach vorn gelangen. Diese sind in Abb. 5 I und II einzeln dargestellt. Man sieht, wie ihre beiden Zipfel durch eine Torsion in der gemeinsamen Basis etwa senkrecht zueinander orientiert sind. Die beiden längeren (a) vereinigen sich im Rahmen der Blütengestalt zur Unterlippe, welche Abb. 5 IV im Querschnitt zeigt, während die kürzeren (b) nach Art von Wangen die Blütenröhre seitlich abschließen.

Die Saftmalhöcker aber werden hier sehr einfach dadurch gebildet, daß der (der Mediane zugekehrte) Rand der seitlichen Kronblattpaare, offenbar durch gesteigertes Randwachstum, sich lokal aufbiegt, wie das bei s in Abb. 5 I und II zu sehen ist. Dazu kommt noch, daß diese Stellen ein gelbes Pigment enthalten, während die Petala sonst dunkelrot gefärbt sind. Macht man in der Höhe der Saftmalhöcker einen Querschnitt durch die Blüte, so zeigen die Blumenblattpaare die aus Abb. 5 III ersichtliche Lage zueinander. Es ist also durch die Aufbiegung der Randstellen bei s dasselbe erreicht wie bei *Linaria alpina* oder Orchideen, wo die Saftmalhöcker Ausstülpungen der Unterlippe bzw. emergenzartige Auswüchse des Labellums darstellen.

52. Johannes Stephan: Zur Keimung von Phacelia tanacetifolia Benth.

(Vorgetragen in der Sitzung der Ortsgruppe Dresden am 31. 7. 28.)

Es ist bekannt, daß die Samen von *Phacelia tanacetifolia* Benth. normal im Dunkeln keimen, während im weißen Licht, je nach der Intensität, eine mehr oder minder starke Hemmung erfolgt. Schon von den verschiedensten Seiten wurde versucht, die Ursache dieser Lichthemmung festzustellen. Besonders MAGNUS (1920) und PETERS (1924) glaubten für *Phacelia* einen sogenannten „Hemmungsstoff" annehmen zu können. Die lichtgehemmten Samen werden durch eine „Samenabspülung" noch stärker am Keimen gehindert, als wenn ihnen nur reines Wasser geboten wird. Im Dunkeln soll diese Samenabspülung nach MAGNUS unwirksam bleiben, also keine Keimungshemmung hervorrufen, während PETERS eine solche feststellen konnte, allerdings nur nach vorheriger Belichtung der Abspülung.

Hat man es in der Tat mit einem derartigen Hemmungsstoff zu tun, so wäre dieser entweder durch das Licht entstanden zu denken (GASSNER), oder man müßte das Vorhandensein einer besonderen „Hemmungsschicht" von vornherein im Samen annehmen (NIETHAMMER). Bei *Phacelia* würde dann diese Hemmungsschicht nur im Licht zur Wirkung gelangen, während sie im Dunkeln unwirksam verbleibt. Dieser Vorgang wäre also gerade umgekehrt anzunehmen, als wie ihn sich NIETHAMMER für nur im Licht keimende Samen vorstellt. In einem solchen Fall müßte die vorhandene Hemmungsschicht durch das Licht irgendwie vernichtet werden; die Samen keimen. Im Dunkeln wirkt diese Schicht und verliert erst nach langem Ablagern der Samen ihre „Hemmungseigenschaften"; die Keimung kann dann auch im Dunkeln erfolgen. Ebenso wäre eine bei der Keimung mögliche Katalysatorbildung (LEHMANN u. a.) bei *Phacelia*-Samen umgekehrt anzunehmen als bei regulären Lichtkeimern. Der Katalysator kann im Dunkeln normal entstehen, während seine Bildung im Licht gehemmt bzw. verhindert wird.

In einer kürzlich erschienenen Arbeit (BÖHMER 1928) wird ebenfalls das Problem der Lichthemmung bei *Phacelia*-Samen behandelt. Es gelingt durch mechanische Eingriffe, die Lichthemmung aufzuheben. Nach Versuchen mit Samenabspülungen, für welche die

Arbeiten von MAGNUS und PETERS den Ausgangspunkt bildeten, wird in Zweifel gestellt, „ob überhaupt für den hemmenden Lichteinfluß spezifische Hemmungsstoffe verantwortlich zu machen sind.“ BÖHMER glaubt in der Annahme, „daß derartige Stoffe in der Samenabspülung mit größter Wahrscheinlichkeit nicht vorhanden sind“, nicht fehl zu gehen. Das Vorhandensein von lichtempfindlichen Hemmungsstoffen allgemein wird für unwahrscheinlich gehalten, da man sich diese „in gleicher Weise in den Samen von Lichtkeimern vorhanden denken müßte“.

Alle diese Untersuchungen gingen darauf aus, einen bestimmten, in der Samenschale lokalisierten chemischen Stoff als spezifischen „Hemmungsstoff“ analysieren zu können. In vorliegenden Untersuchungen wurde in der Hauptsache der Gedanke verfolgt, daß bei der Hemmung der Keimung im Licht gar nicht ein einheitlicher Hemmungsstoff als wirksam anzunehmen sei, sondern diese Lichthemmung vielleicht nur durch eine, vielleicht auch durch mehrere der im gemischten (weißen) Licht simultan auf die Samen einwirkenden „Strahlenarten“ erfolgt. Ob dabei Bildungs- oder Umwandlungsvorgänge im Samen durch bestimmte Qualitäten gehemmt werden, sei dahingestellt. Es dürfte aber m. E. wahrscheinlich sein, daß durch die verschiedenen Qualitäten bestimmte Stoffwechselvorgänge, z. B. das Entstehen ganz bestimmter, für die betreffende Qualität spezifischer Enzyme oder Fermente im Samen bewirkt werden.

Bei Lichtkeimern wird es dann so sein, daß bei Wirkung nur einer Qualität die anderen spezifischen Stoffe, die bei simultaner Einwirkung sämtlicher Qualitäten mitgebildet werden — sie seien hier als Zuzatzkomponenten bezeichnet —, fehlen. Die Keimprozente entsprechen der spezifischen Wirkung der Qualität. Für die Dunkelkeimer ist dann anzunehmen, daß schon bei bloßem Vorhandensein von Wasser vorhandene Reservestoffe aktiviert werden, die Keimung normal erfolgt. Durch die verschiedenen Qualitäten entstehen aber auch bei Dunkelkeimern im Samen spezifische Stoffe, deren Anwesenheit hier der Keimung zum Teil entgegenwirkt. Treten noch eine oder mehrere der fehlenden Zusatzkomponenten hinzu, so wird die Hemmung stärker (1. + 2. Spektralbezirk, s. u.) und sogar vollständig (Gemischtes Licht).

Vor allem die Untersuchungen von REMER (1904) und HEINRICHER (1909) über die Wirkung verschiedenfarbigen Lichtes auf die Keimung von *Phacelia tanacetifolia* Benth. veranlaßten mich, dieser Frage genauer und, was zur Erreichung sicherer Ergebnisse unbedingt erforderlich war, mit exakteren Mitteln nachzugehen.

REMER erhielt in seinen am Tageslicht angestellten Versuchen die höchsten Keimprozente im Grün, geringere Werte im Blau, die stärkste Keimungshemmung aber im Rot. Von HEINRICHER wurden dagegen im Blau die höchsten Keimprozente gefunden, die in einigen Fällen sogar mit den Dunkelkeimprozenten übereinstimmen. Die von mir zur Kontrolle dieser Ergebnisse am Tageslicht angestellten qualitativen Versuche zeigten aber bereits deutlich, daß dieselben für eine genaue Beurteilung der Frage nach der Wirkung der einzelnen „Farben“ auf die Keimung nicht ausreichen. Beide Ergebnisse: Höchstes Keimprozent im Grün (REMER), höchstes Keimprozent im Blau (HEINRICHER) wurden bei gleichen Versuchsbedingungen in zwei nebeneinanderlaufenden Versuchen erhalten.

Tabelle 1. Tageslicht, Ostfenster, Temp. 20° (18°—25°).

Spektralbezirk	Versuch II nach 2 Tagen	Versuch III nach 2 Tagen	Versuch XI nach 2 Tagen	Versuch XVIII nach 2 Tagen
Gemischtes Licht .	4	4	4	5
2. Spektralbezirk .	30	33	29	35
4. „ .	39	69	42	73
5. „ .	50	52	58	54
Dunkel	51	58	60	54

Ich möchte nochmals ausdrücklich betonen, daß diese nur orientierender Weise am Tageslicht angesetzten Versuche für eine Erklärung irgendeiner Wirkungsweise einzelner Spektralbezirke weder herangezogen werden sollen noch können. Sie sollen lediglich dartun, daß die von REMER und HEINRICHER am Tageslicht angesetzten Versuche zwar eine ungefähre Bestimmung der auf die Keimung optimal wirkenden Wellenlängen gestatten, keineswegs aber für das Vorhandensein eines Optimums in einem bestimmten Wellenbereich beweisend sein können.

Weiter konnte absolut nicht mit Sicherheit behauptet werden, daß hier in Wirklichkeit eine Qualitätswirkung vorliegt, da keineswegs in den verschiedenen „Farben“ gleiche Intensitäten wirkten. So hätte z. B. die Hemmung der Keimung durch die „roten“ Strahlen ebensogut auf einer Intensitätswirkung beruhen können, da ja im Tageslicht viel mehr rote Strahlen enthalten sind als grüne und blaue und außerdem die Lichtdurchlässigkeit der Rotfilter im allgemeinen größer ist als die der anderen Filter. Im gemischten Licht nehmen die Keimprozente mit Intensitätssteigerung ab.

Das Ergebnis, daß die Keimung der Samen in verschiedenen Intensitäten des gemischten Lichtes verschieden stark gehemmt

wird, rechtfertigt die Annahme einer ähnlichen Reaktion der Samen im farbigen Licht. Auch konnten bei Untersuchung der Qualitätswirkung Versuche mit gleichen Intensitäten interessante Ergebnisse erwarten lassen.

Im folgenden sind die Ergebnisse einiger Versuche in Tabellenform wiedergegeben (Tab. 2—5). Es wurden die bereits früher (Planta 5,3) beschriebenen Gelatinefilter in entsprechender Zusammensetzung verwendet. Als Lichtquelle diente eine 100-Watt-Lampe Osram-Nitra. Die Samen wurden zu je 100 in Petrischalen von 6—8 cm Durchmesser auf zwei Lagen Filtrierpapier (SCHLEICHER & SCHÜLL Nr. 595) ausgelegt und in jede Schale 5 ccm destilliertes Wasser gegeben. Ich vermeide im folgenden, wie bereits früher, den Ausdruck „Farbe" und ersetze denselben durch „Spektralbezirk".

Tabelle 2. 100-Watt-Lampe. Versuchsdauer 48 Std. Temp. im Mittel 20° (18°—21,5°). Je 100 Samen.

Spektralbezirk	Intensität	Absolute Keimwerte	In % der Dunkelkeimung	Bemerkungen
Gemischtes Licht . . .	2,75	8	13,4	Wurzeln kurz-mittel
1. Spektralbezirk (Ultrarot)	52,2	10	17	„ sehr kurz
1. Spektralbezirk (Ultrarot)	13	33	55,9	„ „ „
2. Spektralbezirk (Rot λ 600-U.-R.)	0,9	7	11,8	„ kurz
2. Spektralbezirk (Rot λ 600-U.-R.)	0,3	24	40,7	„ „
3. Spektralbezirk (Grün λ 500—580)	0,9	43	72,8	„ mittel-lang
3. Spektralbezirk (Grün λ 500—580)	0,3	48	81,8	„ „
4. Spektralbezirk (Grün λ 460-540)	1,1	50	84,7	„ lang
4. Spektralbezirk (Grün λ 460-540)	0,48	55	93,2	„ „
4. Spektralbezirk (Grün λ 460—540)	0,27	59	100	„ „
5. Spektralbezirk (Blau λ 420-500)	0,8	33	55,9	„ mittel
5. Spektralbezirk (Blau λ 420—500)	0,35	37	62,7	„ lang
1. + 2. Spektralbezirk	?	4	6,7	„ sehr kurz
Dunkel 1	0	62 } 59	100	„ sehr lang
„ 2	0	56 }		

Tabelle 3. 100-Watt-Lampe. Versuchsdauer 48 Std. Temp. im Mittel 20° (18,5°—23°). Je 100 Samen.

Spektralbezirk	Intensität	Absolute Keimwerte	In % der Dunkelkeimung	Bemerkungen
Gemischtes Licht . .	2,75	5	7	Wurzeln kurz-mittel
1. Spektralbezirk . .	52,2	31	43,7	„ sehr kurz
1. „ . .	13	48	67,6	„ „ „
2. „ . .	0,9	8	11,2	„ kurz
2. „ . .	0,3	22	30,9	„ „
3. „ . .	0,9	55	77,4	„ mittel-lang
3. „ . .	0,3	64	90,1	„ „
4. „ . .	1,1	62	87,3	„ lang
4. „ . .	0,48	65	91,5	„ „
4. „ . .	0,27	68	95,8	„ „
5. „ . .	0,8	48	67,6	„ mittel
5. „ . .	0,35	65	91,5	„ lang
1. + 2. „ . .	?	5	7	„ sehr kurz
Dunkel 1	0	74 } 71	100	„ sehr lang
„ 2	0	67 }		

Tabelle 4. 100-Watt-Lampe. Versuchsdauer 48 Std. Temp. im Mittel 17° (15,5°—17,5°). Je 100 Samen.

Spektralbezirk	Intensität	Absolute Keimwerte	In % der Dunkelkeimung	Bemerkungen
Gemischtes Licht . .	2,75	16	20,2	Wurzeln kurz, mittel
1. Spektralbezirk . .	52,2	50?	63,2	„ sehr kurz
1. „ . .	13	70?	88,6	„ kurz
2. „ . .	2,1	5	6,3	„ „
2. „ . .	0,9	8	10,1	„ „
2. „ . .	0,3	45	56,9	„ „
2. „ . .	0,2	49	62,0	„ kurz-mittel
2. „ . .	0,1	50	63,2	„ „
3. „ . .	2,1	65	82,2	„ mittel
3. „ . .	0,9	67	84,8	„ mittel-lang
3. „ . .	0,3	73	92,4	„ „
3. „ . .	0,2	79	100	„ „
Dunkel 1	0	78 } 79	100	„ sehr lang
„ 2	0	80 }		

Tabelle 5. 100-Watt-Lampe. Versuchsdauer 48 Std. Temp. im Mittel 21° (19,5°—24°). Je 100 Samen.

Spektralbezirk	Intensität	Absol. Keimw. nach 24 Std.	Bemerkungen	Absol. Keimw. nach 48 Std.	In % der Dunkelk.	Bemerkungen
Gem. Licht .	52,2	0	—	1	1,4	Wurzeln kurz
„ „ .	2,75	10	Wurzel 2—3 mm	14	20,6	„ kurz-mittel
I. Spektralbez.	52,2	16	„	25	36,7	„ sehr kurz
1. „	13	28	„	36	52,9	„ „ „
2. „	0,9	18	„	22	32,3	„ kurz
2. „	0,3	25	„	30	44,1	„ „
3. „	0,9	43	„	51	75	„ mittel-lang
3 „	0,3	50	„	52	77	„ „
4. „	1,1	53	„	63	92,2	„ lang
4. „	0,27	57	„	64	94,3	„ „
5. „	0,8	41	„	46	67,6	„ mittel
5 „	0,35	56	„	65	95,2	„ lang
1.+2. „	?	2	„	3	4,4	„ sehr kurz
Dunkel 1 . .	0	59	„	68	100	„ „ lang
„ 2 . .	0	58	„	68	100	„ „ „

Die Versuche mit verschiedenen, annähernd gleichintensiven Lichtqualitäten ergaben in Übereinstimmung mit REMER, daß die Keimprozente im 2. Spektralbezirk am kleinsten sind, im 5. Spektralbezirk geringer als im 4. Spektralbezirk, dessen Werte denen aus Dunkelheit am nächsten kommen. Die Hemmung des 3. Spektralbezirkes gegenüber dem 4. Spektralbezirk infolge Verschiebung des Spektrums nach den langwelligen Strahlen, tritt deutlich hervor (Tab. 2, 3, 5). Im 3. Spektralbezirk sind die Keimprozente höher als im 5. (Tab. 2, 3, 5).

Die Strahlen des 2. Spektralbezirkes, also die langwelligen Strahlen des Spektrums, hemmen die Keimung stärker als gleichintensive Strahlen anderer Wellenlängen. Ein Vergleich von gemischtem Licht mit dem 2. Spektralbezirk gleicher Intensität wurde nicht ausgeführt. Aus Tabelle 4 geht aber hervor, daß im gemischten Licht höherer Intensität ($I = 2{,}75$) auch die Keimprozente höher sind als im 2. Spektralbezirk niederer Intensität ($I = 2{,}1$). Wenn also bereits in höherer Intensität des gemischten Lichtes gegenüber dem 2. Spektralbezirk die Keimprozente höher sind, so nehmen diese bei weiterer Intensitätsabnahme des gemischten Lichtes immer mehr zu. Demzufolge wird auch der Unterschied der Prozent-

werte zwischen gemischtem Licht und dem 2. Spektralbezirk noch größer werden. Es liegt also eine Qualitätswirkung vor.

Allerdings ist auch in diesem Fall daran zu denken, daß die im gemischten Licht enthaltenen Strahlen der Spektralbezirke 3—5 zum Teil von der Samenschale absorbiert werden können (s. u.) und somit eine geringere Intensität auf das Sameninnere wirkt. Durch diese rein quantitative Verminderung der Strahlung könnte die Hemmung verringert werden; die Keimprozente steigen. Ob überhaupt und wie weit eine solche Intensitätswirkung vorliegt, muß vorläufig unentschieden bleiben.

Wie können nun die Ergebnisse aus den Spektralbezirken 4 und 5, deren Strahlen in einigen Fällen auf die Bestimmung der Höhe der Keimprozente (wie vielleicht auf das Sameninnere überhaupt) ohne Wirkung sind, erklärt werden?

KOMMERELL (1927) konnte bei Untersuchung des Verhaltens von Lichtkeimern in Strahlen verschiedener Wellenlängen feststellen, daß die Keimprozente in der Farbe (Grünblau) am kleinsten waren, die im größten Maße von der Samenschale absorbiert wird. Es gelangen also nur wenig Strahlen in das Sameninnere, die Keimung ist äußerst minimal.

Es dürfte wahrscheinlich sein, deß auch bei *Phacelia* eine gleiche Absorption der einzelnen Wellenlängen durch die Samenschale erfolgt. Die hohen Keimprozente in den Spektralbezirken 3—5 wären demzufolge dadurch bedingt, daß eben gerade infolge dieser Absorption nur wenig Strahlen dieser Wellenlängen das Sameninnere treffen und so eine Hemmung unmöglich oder nur sehr gering ist. Für diese Annahme spricht, daß mit Zunahme der Intensität die Keimprozente abnehmen. Es wird nur noch ein Teil der auffallenden Strahlen absorbiert; die restlichen Strahlen gelangen ungehindert in das Innere des Samens und hemmen. Es wäre also trotz dieser Absorption durch die Samenschale auch den Strahlen der Spektralbezirke 1 und 3—5 die Fähigkeit zur Bildung bestimmter chemischer Stoffe zuzuschreiben; diese hemmen zwar, doch weniger stark als die besonders im 2. Spektralbezirk entstandenen Stoffe.

Es ist also nicht nur den langwelligen, sondern auch allen übrigen Strahlen des Spektrums ein keimungshemmender Einfluß zuzuschreiben. Dieser Hemmungseinfluß kommt jedoch erst dann zur Geltung, wenn mehr Strahlen den Samen treffen, als von der Samenschale absorbiert werden können. Wie stark der keimungshemmende Einfluß der Strahlen der Spektralbezirke 3—5 ist, wenn

diese in gleicher Intensität das Sameninnere treffen wie die Strahlen des 2. Spektralbezirkes, muß unentschieden bleiben, da sich die Samen als ungeeignet erwiesen, um Untersuchungen über die Absorption einer einzigen Samenschale durchzuführen.

Auch in diesem Fall wäre es allerdings denkbar, daß gar keine Qualitäts-, sondern eine reine Energiewirkung vorliegt. Wenn nämlich durch höhere auf die Samen wirkende Gesamtintensität der Spektralbezirke 3—5 eine gleichstarke Hemmung erzielt wird, wie durch geringere Intensität des 2. Spektralbezirkes, so ist die nach Absorption durch die Samenschale noch auf das Innere wirkende Strahlung vielleicht gleichintensiv mit der uns bekannten Strahlung des 2. Spektralbezirkes, die unvermindert das Sameninnere beeinflußt, da keine Absorption durch die Schale vorliegt.

Die Frage, ob das Licht auf die Samenschale oder auf das Sameninnere wirkt, dürfte somit in Übereinstimmung mit KOMMERELL dahin zu beantworten sein, daß mit größter Wahrscheinlichkeit eine Lichtwirkung auf das Sameninnere vorhanden ist.

Die sichtbaren Strahlen wirken auf die Samen von *Phacelia* folgendermaßen, daß die Hemmung vom kurzwelligen zum langwelligen Ende des Spektrums eine immer größere wird. Von Interesse war es nun, außer der Wirkung der sichtbaren auch die der unsichtbaren Strahlen, vor allem die Wirkung des 1. Spektralbezirkes zu untersuchen. Die Versuche am Tageslicht (Tab. 6) sollten nur zur Feststellung dienen, ob überhaupt eine Einwirkung der Strahlen des 1. Spektralbezirkes auf die Samen vorhanden ist.

Tabelle 6. Tageslicht, 1. Spektralbezirk, Sonne von 9^h—4^h Temperatur unter Ebonitfilter 24°. Je 100 Samen.

Spektralbezirk	Versuch III nach		Versuch VII a nach	
	2 Tagen	3 Tagen	2 Tagen	3 Tagen
Gemischtes Licht . . .	4	4	4	5
1. Spektralbezirk . . .	27	33	21	31
Dunkel	54	67	58	69

Die Keimung wird gehemmt. Diese Hemmung ist jedoch bei weitem nicht so vollständig wie im gemischten Licht. Es lag der Gedanke nahe, daß durch die Unterbrechung der Bestrahlung infolge der Nachtdunkelperiode die Hemmung zum Teil wieder ausgeglichen wird. Versuche mit Dauerbeleuchtung (Tab. 2—5) bestätigen, daß

eine Hemmung, deren Stärke von der Intensität abhängt, vorhanden ist, die jedoch bei etwa 20facher Intensität gegenüber gemischtem Licht bedeutend geringer ist. Auch über die sichtbaren langwelligen Strahlen hinaus nimmt die Hemmung — ähnlich dem Vorgang im sichtbaren Teil — keineswegs zu, sondern ab. Entsprechend der Absorption der Spektralbezirke 3—5 durch die Samenschale ist auch für den 1. Spektralbezirk eine solche und zwar in viel stärkerem Maße als für die anderen Spektralbezirke anzunehmen. Zieht man dagegen Stoffwechselvorgänge in Betracht, so wären die im 1. Spektralbezirk möglicherweise entstandenen Stoffe nur wenig befähigt, die Keimung zu hemmen.

Um dem Einwand zu begegnen, daß die wechselnden Wurzellängen bedingt seien durch zeitlich verschiedenes Auskeimen, wurden in einem Versuch (Tab. 5) bereits nach 24 Stunden die Keimprozente festgestellt und die Wurzellängen gemessen. Es zeigt sich, daß in sämtlichen Kulturen im Vergleich zum Endwert ein nicht unerheblicher Prozentsatz kurz angekeimt ist, d. h. die Wurzel ist ca. 2—3 mm lang. Im weiteren Verlauf geht aber das Wachstum der Wurzeln in den verschiedenen Qualitäten verschieden schnell vor sich. In den Kulturen, deren Keimprozente denen aus Dunkelheit nahe kommen, ist auch das Wurzelwachstum am günstigsten.

Zum Schluß sei erwähnt, daß Versuche angesetzt wurden, um die Samen auch im Licht zur Keimung zu bringen. Es wurde die Wirkung verschiedener chemischer Agentien bei wechselnder Vorbehandlung und Einwirkungszeit untersucht. Durch $MgSO_4$ z. B. konnte im Licht wie auch im Dunkeln eine Steigerung der Keimprozente erzielt werden. Weitere Versuche hierüber, sowie solche mit anderem Samenmaterial, sind noch im Gang.

Dresden, Staatl. Botanischer Garten, Juli 1928.

Literatur.

BÖHMER: Die Bedeutung der Samenteile für die Lichtwirkung und die Wechselbeziehungen von Licht und Sauerstoff bei der Keimung lichtempfindlicher Samen. Jahrb. f. wiss. Botanik. 68, 4.

GASSNER: Beiträge zur Frage der Lichtkeimung. Zeitschr. f. Botanik. 7. 1915.

HEINRICHER: Die Keimung von *Phacelia tanacetifolia* Benth. und das Licht. Botan. Zeitg. 67. 1909.

KOMMERELL: Quantitative Versuche über den Einfluß des Lichtes verschiedener Wellenlängen auf die Keimung von Samen. Jahrb. f. wiss. Bot. 66. 1927.

KUHN: Neue Beiträge zur Kenntnis der Keimung von *Phacelia tanacetifolia* Benth. Ber. Bot. Ges. XXXIII. 1915.

LEHMANN: Über katalytische Lichtwirkung bei der Samenkeimung. Biochem. Zeitschr. 50. 1913.

MAGNUS: Hemmungsstoffe und falsche Keimungen. Ber. Bot. Ges. 38. 1920.

NICOLIČ: Über den Einfluß des Lichtes auf die Keimung von *Phacelia tanacetifolia.* Sitzber. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. I, 133.

NIETHAMMER: Keimungsphysiologische Studien unter Hervorhebung des Lichtkeimungsproblems. Biochem. Zeitschr. 185. 1927.

PETERS: Die Wirkung des Lichtes bei der Keimung der Samen von *Phacelia tanacetifolia.* Ber. Bot. Ges. 42. 1924.

REMER: Der Einfluß des Lichtes auf die Keimung bei *Phacelia tanacetifolia* Benth. Ber. Bot. Ges. 1904.

STEPHAN: Untersuchungen über die Lichtwirkung bestimmter Spektralbezirke und bekannter Strahlungsintensitäten auf die Keimung und das Wachstum einiger Farne und Moose. Planta Bd. 5, H. 3. 1928.

—: Die Wirkung von Lichtqualität und -quantität (einschl. Ultrarot) auf das Wachstum der Brutkörper von *Marchantia polymorpha.* teraturangabe Planta Bd. 6, Heft 3. 1928.

53. W. Gothan: Bemerkungen zu Gomphostrobus und Crossotheca.

(Eingegangen am 1. August 1928. Vorgetragen in der Julisitzung.)

Im Generalversammlungsheft der Deutschen Botanischen Gesellschaft (Bd. 45, 1927, S. 9—11) hat Herr Prof. STOLLEY eine Mitteilung gemacht über die Gattung *Gomphostrobus* und nachher über *Crossotheca* (*pinnatifida* Gutb.). Er sagt dort nach einigen Erläuterungen über die Gattung *Gomphostrobus* — von der im Rotliegenden neuerdings bei Friedrichroda in Thüringen namentlich von Herrn KELLNER neue Funde gemacht worden sind, auf die Herr STOLLEY sich stützt — unter Bezugnahme auf eine kleine Notiz von mir in der Zeitschrift der Deutschen Geolog. Gesellschaft (1925, MB, S. 252), daß der von mir behauptete Zusammenhang mit *Walchia*-Zweigen „tatsächlich ein starker Irrtum“ sei. Er beruft sich auf das Gegenstück eines hier befindlichen Stückes von *Gomphostrobus* von Friedrichroda, das klar zeige, daß der nach mir an dem *Gomphostrobus* ansitzende *Walchia*-Zweig nur zufällig dabei liege, dazu geschwemmt sei. Diese Auffassung hätte auch Herr FLORIN, den er als Kronzeugen zitiert. Herr FLORIN hat aber inzwischen seine Meinung sehr geändert, denn er schreibt mir am 2. 2. 1928: „Was die *Gomphostrobus*-Frage angeht, ist diese zum wichtigsten Teil schon als gelöst zu betrachten. Ich bin nunmehr zu der festen Überzeugung gekommen, daß die Gomphostroben alle sterile Blätter von *Walchia* Sternb. darstellen, die teilweise als Brakteen in den weiblichen Infloreszenzen, teilweise auf den vegetativen Hauptaxen ansassen. Damit sind auch die von POTONIÉ (1893) veröffentlichte Zeichnung eines an einem Walchienzweig ansitzenden *Gomphostrobus*-Zapfens sowie das stetige Zusammenvorkommen von *Walchia* und *Gomphostrobus* voll und ganz verständlich.“ Ich kann noch hinzufügen, daß weitere Stücke von *Gomphostrobus* mit ansitzenden *Walchia*-Zweigen von *piniformis*-Charakter bei Friedrichroda gefunden worden sind, und daß *Gomphostrobus* überhaupt nur da vorkommt, wo Walchien vorkommen, nicht z. B. in der Pflanzengemeinschaft der flözbildenden Pflanzen, die frei von *Walchia* (und *Callipteris*) sind, und ferner, daß doch unleugbar an dem oben berührten alten MARIONschen Zapfen *Walchia* daran sitzt. Auch ich bin neuerdings zu der Meinung gekommen, daß die *Gomphostrobus*-Blätter überhaupt keine Sporophylle sind,

da man niemals mit Sicherheit einen Samen oder dergl. daran sieht, sondern irgend welche sterile eigentümliche Blätter von *Walchia* darstellen. Was als Samenansatzstelle gedeutet wurde, ist offenbar die Blattansatzstelle. Ich will auch nicht behaupten, daß *Walchia piniformis* in ihrer jetzigen Form eine einzige Art sei; es mag mehreres darin stecken, was zum Teil zu dieser Art gehört, zum Teil — als zu *Gomphostrobus* gehörig — etwas Besonderes bildet. Der Zusammenhang von Walchien von *piniformis*-Charakter mit *Gomphostrobus* ist aber ganz sicher, so daß nicht auf meiner Seite ein starker Irrtum vorliegt, sondern auf der andern. Es scheint aber, daß die *Walchia*-Zweige von den *Gomphostrobus*-Axen sich leicht loslösten, weshalb man oft *Gomphostrobus*-Sprosse ohne *Walchia* findet, worauf auch hinweist, daß manchmal nur oder meist nur wenige *Walchia*-Zweige noch in den Gomphostroben stecken oder gar keine mehr[1]). Ich will aber hierüber nichts weiter sagen, da sich ja Herr FLORIN in seiner Koniferen-Monographie genauer mit der Frage beschäftigen muß, und hier nur meinen Standpunkt gegenüber Herrn STOLLEY wahren. Es sei hier nur noch bemerkt, daß ein zusammenhängendes *Gomphostrobus*-Stück — allerdings ohne *Walchia* — bereits früher von J. SCHUSTER (Geogn. Jahreshefte, 20, 1907, S. 230, T. 10, f. 9) aus dem Oberrotliegenden der Pfalz veröffentlicht worden ist, das in Vergessenheit geraten zu sein scheint (*G. Reisi* Schuster n. sp.). Unter unserm sogenannten *G. bifidus* H. B. Gein. dürften wohl tatsächlich mehrere Arten stecken, was auch STOLLEY meint.

Des weiteren hat sich Herr STOLLEY über „fertile Pteridospermen" aus dem Rotliegenden von Thüringen geäußert, bei Gelegenheit von neuen Funden der altbekannten *Pecopteris (Crossotheca) pinnatifida* Gutb. bei Manebach, die mir von dort, wie schon H. POTONIÉ auch, sehr gut bekannt ist. Die eigentümlichen Fruktifikationen werden meist als Sori angesehen, von STOLLEY aber als „weibliche Samen in Gestalt gerippter Beutelchen" gedeutet. Hierzu ist zunächst zu bemerken, daß meine bisherigen Versuche, aus den Kapselchen Sporen herauszumazerieren, leider nicht mit Sicherheit gelungen sind. Die wenigen gewonnenen Sporen können zufällig dabei gewesen sein. Damit ist aber nicht gesagt, daß wirklich keine vorhanden gewesen sind. Die Manebacher Kohle ist eine Fettkohle und die der einzeln erhaltenen

---

1) Es scheinen immer nur kleine *Walchia*-Zweige an den Gomphostroben anzusitzen und auch diese leicht abgefallen zu sein, woraus dann die häufigeren *Gomphostrobus*-Sprosse ohne *Walchia* resultieren.

Pflanzen von dort demgemäß auch; bei diesem Kohlungsstadium lösen sich leider oft die kutinisierten Häute und Sporenexinen leicht bei der Mazeration auf oder sind nicht mehr zu sehen, und ich habe mit Sicherheit keine Sporen nachweisen können[1]). Die gewonnenen Häutchen wiesen z. T. eine Art kleine Säckchen auf, die vielleicht auf einen Sporeninhalt gedeutet werden könnten. Solange diese aber nicht selber nachgewiesen sind, kann man ihre Existenz nicht mit Sicherheit behaupten. Bei andern Crossotheken sind aber solche, namentlich von KIDSTON, mit Sicherheit nachgewiesen worden, und möglicherweise wird man bei weiterem und günstigerem Material der *Cross. pinnatifida* besseren Erfolg haben (s. Fußn.). Es ist mir bekannt, daß Herr HIRMER in München eine Arbeit über diese Art von Manebach vorbereitet, und wir werden ja seine Resultate später kennen lernen. Der ganzen Sachlage nach kann man nun aber die *Crossotheca pinnatifida* nicht aus der Zahl der sonstigen Crossotheken herausnehmen, die zeigen, daß die *Crossotheca*-Kapseln Mikro- oder überhaupt Sporangien waren. Wenn die Beutelchen der *Cr. pinnatifida* wirklich Samen wären, hätte man an den gewonnenen Häuten doch eine deutlich zellige Struktur nach Art sonstiger Samenschalen wahrnehmen müssen, die sich sehr gut erhält und an einer ganzen Anzahl kohlig erhaltener karbonischer Samen oder Samenkerne nachgewiesen ist. Nichts davon war an den bei der Mazeration erhaltenen Häuten zu sehen, die auffällig dünn waren und, wie oben erwähnt, kleine taschenartige Ausstülpungen erkennen ließen. Wir können die Natur dieser *Crossotheca* nur im Zusammenhang mit den andern Crossotheken betrachten. Von solchen hat KIDSTON mit Sporen gefunden: Die sogenannte *Crossotheca „Hoeninghausi"* (Brongn.) Kidston (vgl. KIDSTON, British Carbon. Plants, IV, 1923, S. 327, T. 87, F. 5—10); *Cr. Hughesiana* Kidst. (a. a. O., S. 336, Textf. 25, Sporen); *Cr. schatzlarensis* Stur (a. a. O., S. 340, Textf. 26). Von den andern Crossotheken: *Cr. communis* Kidst.; *Cr. Crépini* Stur, die wir jetzt erfolgreich mazeriert haben (s. unten); *Cr. pinnatifida*

1) Daß diese Ansicht ihre Berechtigung hat, sah ich bei der kürzlich vorgenommenen Mazeration von *Crossotheca Crepini* (Zeche Baldur, Flöz I, Ruhrrevier) und bei einer *Crossotheca schatzlarensis* Stur sp. aus der oberen Fettkohle des Ruhrreviers. Erstere (von der übrigens noch keine Sporen bekannt waren) ergab solche sehr leicht, mit der charakteristischen feinpunktierten Oberfläche, wie sie KIDSTON bei *Crossotheca*-Sporen fand (s. oben); letztere dagegen ergab keine Sporen, was sich wohl wie bei den Manebachern (Fettkohle) nur durch den Kohlungsgrad erklären läßt. KIDSTON hat ja seinerseits aus *Crossotheca schatzlarensis* Sporen bekommen (s. oben), was um so mehr für die obige Ansicht spricht.

Gutb. (unsere obige Art); *Cr. sagittata* Lesqu. und *Cr. Boulayi* Zeiller waren oder sind noch keine Sporen bekannt. Trotzdem wird es wohl niemand einfallen, wegen dieses in äußerlichen Gründen liegenden Mangels diese offenbar gute und natürliche Gattung auseinanderzunehmen und z. B. die Fruktifikation von *Cr. pinnatifida* als etwas Besonderes, z. B. Samen anzusehen; alle Autoren halten mit Recht *Crossotheca* für eine gute einheitliche Gattung.

Es ist nun wahr, daß von KIDSTON die Crossotheken trotzdem für Pteridospermen gehalten wurden, jedoch für männliche Organe, für Mikrosporangien. Es mag sein oder nicht sein, daß dieser Umstand bei Herrn STOLLEY eine Rolle dabei gespielt hat, die *Cross. pinnat.* als Pteridosperme anzusehen, wobei er dann allerdings die Kapselchen zu Samen umstempelte; es soll hier jedenfalls auch diese zweite Möglichkeit etwas näher betrachtet werden, weil mit ihr die Frage der Kenntnis der männlichen Organe der Pteridospermen überhaupt eng zusammenhängt. Es war klar, daß man nach Auffindung des Zusammenhangs des Samens *Lagenostoma Lomaxi* mit *Sphenopteris Hoeninghausi* den Wunsch hatte, die männlichen Organe, die Mikrosporangien, einer dieser Pflanzen kennen zu lernen. KIDSTON hat dann im Jahre 1906 (Phil. Transact. Roy. Soc., London B 198, S. 413 ff.) seine bekannte Abhandlung veröffentlicht: on the microspores of the Pteridosperms etc., worin als Bemerkenswertestes die Angabe enthalten ist, daß zu *Sphenopteris Hoeninghausi-Lyginodendron-Lagenostoma* eine *Crossotheca* als männliches Organ gehöre, in der auch durch Mazeration Mikrosporen nachgewiesen wurden. Ich habe schon vor langem auch Herrn Dr. KIDSTON gegenüber betont, daß hier zwar eine echte *Crossotheca* vorliegt, daß sie aber nicht zu *Sphenopteris Hoeninghausi* gehört. Die englische Literatur hat hiervon Kenntnis genommen, wie man an verschiedenen Stellen sieht, und auch deutsche botanische Hand- und Lehrbücher, wie WETTSTEIN, 3. Aufl. und STRASBURGER-NOLL etc., aber im Grunde genommen ist alles beim alten geblieben infolge der übermächtigen Autorität KIDSTONs; es mag auch die Pietät gegen diesen Großen auf seinem Gebiet eine Rolle spielen. Auch ich würde mich gern der Autorität KIDSTONs beugen, und es ist mir keineswegs angenehm, in einem prinzipiell so wichtigen Punkte dem von mir hochverehrten Forscher widersprechen zu müssen: es hilft jedoch nichts, es muß einmal mit aller Deutlichkeit gesagt werden: Die von KIDSTON beschriebene *Cross. Hoeninghausi* gehört nicht zu dieser Art und daher auch nicht zu *Lagenostoma* und *Lyginodendron.* Die ent-

scheidenden sterilen Fiedern von seiner *Cross. Hoeninghausi*, die KIDSTON zu wiederholten Malen abgebildet hat und die er mir liebenswürdig in seiner Sammlung selbst gezeigt hat, stellen sicher nicht diese Art dar, wie mir jeder zugeben muß, der diese Art wirklich kennt, die ich in Hunderten von Stücken aus der Fett- und Magerkohle des Ruhrreviers und ähnlichen Schichten gesehen habe. Da nicht ein zweifelloses Stück der Art als mit der genannten *Crossotheca* zusammen vorkommend nachgewiesen ist, ist die Zugehörigkeit der fertilen *Crossotheca* zu *Lyginodendron* als unerwiesen zu betrachten. Umgekehrt ist mir niemals in den Schichten, wo *Sph. Hoeninghausi* in Massen auftritt, etwas von einem Stück mit *Crossotheca* daran zu Gesicht gekommen, und darauf habe ich sehr geachtet. Soviel mir ferner bekannt ist, liegen die Schichten mit KIDSTONs *Cr. Hoeninghausi* auch in einem höheren Niveau, als *Sph. Hoeninghausi* überhaupt vorkommt; sie stammt aus den bekannten Knollen von Dudley, South Staffordsh. Bei uns gilt als das Grenzniveau nach oben für diese Art das Flöz Katharina der Fettkohle, und in den sonstigen westlichen Becken ist es wohl ebenso. Wenn man aber sieht, daß nach KIDSTONs Arbeit über die Steinkohlenpflanzen von South Stafford ungefähr im gleichen Niveau mit seiner *Cross. „Hoeninghausi"* Arten wie *Cross. Crepini*, *Aleth. Grandini*, *Od. alpina*, *Neuropteris Scheuchzeri*, *Annul. sphenophylloides* und *stellata*, *Sig. tessellata* und *reniformis* vorkommen (Trans. Roy. Soc. Edinb. 50, 1914, S. 73 ff.), so würde man diese Gesellschaft etwa in die obere Gasflammkohle des Ruhrreviers oder in die Ibbenbürener Schichten stellen, und ein Zusammenvorkommen von *Sph. Hoeninghausi* mit dieser Association ist bei uns ausgeschlossen. Die zweifellosen Stücke von *Sph. Hoeninghausi*, die KIDSTON angibt, stammen alle von andern Punkten und aus andern Horizonten. (Vgl. seine T. 85, 86, F. 4 u. 9, T. 87, f. 4.)

Ausgehend nun von seiner Meinung, daß *Crossotheca „Hoeninghausi"* die männlichen Organe von *Lyginodendron-Sph. Hoeninghausi* darstelle, hält nun KIDSTON auch die andern Crossotheken für solche Organe von Pteridospermen. Ja, darüber hinaus spricht er später einen großen Teil der bisher als Farne angesehenen Farnpflanzen mit *Dactylotheca-*, *Urnatopteris*, *Scolecopteris*, ja sogar *Asterotheca*-Sori als Mikrosporangien von Pteridospermen an. Dr. SCOTT hat die Wandlung der Anschauungen KIDSTONs kürzlich in einer Schrift (Rec. Trav. Bot. Néerland. XXV^{A}, 1928, S. 372) dargestellt. Man muß nicht nur im Rahmen des oben Erwähnten sagen, daß KIDSTON da viel zu weit gegangen ist. Wir haben in Wirklichkeit keine Ursache, die Farnnatur dieser Fruktifikationen anzuzweifeln,

solange wir nicht einen positiven Beweis für die einzelnen Fälle haben, und, da alles von der *Crossotheca*-Frage ausgegangen ist, fällt mit der obigen Lösung der *Crossoth. „Hoeninghausi“* der größte Teil der KIDSTONschen Anschauungen über die Pteridospermennatur der obengenannten und noch anderer Farngattungen zusammen. Auch *Crossotheca* muß wieder ein Farn werden, nachdem irgend ein Zusammenhang mit irgend welchen Pteridospermen und Samen nicht gegeben ist. Die Frage nach den männlichen Organen der Pteridospermen ist bei den meisten Formen noch offen. Was wir als männliche Organe von solchen ansehen können, ist zunächst in zwei Fällen, aber bei ganz andern Formen, angedeutet, nämlich bei *Neuropteris heterophylla* (vgl. z. B. mein Lehrb. S. 90, Fig. rechts, auf KIDSTON zurückgehend), ferner bei den als *Potoniéa* bezeichneten, als männliche Organe der paripinnaten Neuropteriden gedeuteten Körpern, bei denen wir aber die Samen nicht kennen, und schließlich bei einer Anzahl der als *Telangium* und *Calathiops* bezeichneten, zu Sphenopteriden oder Archaeopteriden gehörigen Organen, die ich vor kurzem in Abh. Sächs. Geol. Landesamt, H. 5, 1927 näher betrachtet habe, wo aber ebenfalls die Samen unbekannt sind. Diese haben mit *Crossotheca* nichts zu tun. Man mag über die Neuropteriden-Fruktifikationen noch in P. BERTRAND, Ann. Soc. Géol. Nord. 42, 1913, S. 117 und 125 vergleichen.

Gleichgültig nun, ob Herr STOLLEY auf Grund der Neigung der Engländer, *Cross.* zu den Pteridospermen zu ziehen, in seinen Gedanken unterstützt worden ist, *Cross. pinnatifida* als Pteridosperme anzusehen oder nicht, wir können sie nicht aus den andern *Cross.* herausnehmen, und wir können sie daher auch nicht als Samenkapselchen tragend ansehen. Sie ist bis auf weiteres wieder als Farn zu nehmen, dessen verwandtschaftliche Beziehungen zu heutigen allerdings unklar sind. Man kann KIDSTON darin Recht geben, daß von der Verwandtschaft vieler der mit ringlosen Sporangien versehenen Farnformen des Karbons mit den Marrattiaceen zu viel gefaselt worden ist; sie bleiben aber trotzdem Farne, besonders nachdem *Cross. Hoeninghausi* aufgegeben werden muß.

Eine Umbenennung von *Crossotheca* in *Peridiopteris,* wie Herr STOLLEY will, erübrigt sich daher; dieser Name wäre auch für Herrn STOLLEYs Meinung, der Samenkapseln aus den Sori machen will, wenig glücklich, da er gerade auf die Farnnatur hinweist (soll es vielleicht Pteridiopteris heißen?).

Beim Nachschlagen in dem HIRMERschen Handbuch, Band I, finde ich *Crossotheca* nicht vertreten; da dieser Band sonst die Pteridophyten voll behandelt, vermutete ich, daß HIRMER die *Cross.*

mit KIDSTON zu den Pteridospermen stellen und im nächsten Band behandeln wolle. Ich fragte daher bei ihm an, und er antwortete mir, daß er sie für einen Farn halte. Weshalb sie dann daraus fortgeblieben ist, weiß ich nicht; für jemand, der sie sucht, hätte sie auf alle Fälle erwähnt werden sollen, auch wenn sie für den nächsten Band vorgesehen war. Ob HIRMER bei der Mazeration von *Cross. pinnatifida* Sporen gefunden hat, weiß ich nicht; es ist mir bekannt, daß er sich mit der Form beschäftigt, und ich wäre ohne die Mitteilung von Herrn STOLLEY nicht auf die Sache eingegangen und überlasse nun das Übrige der bereits begonnenen Arbeit von Herrn HIRMER.

Zusammenfassend möchte ich also zum Schluß bemerken, daß der Zusammenhang zwischen *Walchia* und *Gomphostrobus* im Gegensatz zu der Meinung von Herrn STOLLEY erwiesen ist, ferner, daß die Ansicht, die Kapseln von *Crossotheca pinnatifida* seien Kapseln von Samen, zurückzuweisen ist, daß man im Gegenteil im Rahmen der andern Crossotheken auch diese Art nur als Farn und als Sorus-Träger ansprechen kann. Mit Pteridospermen haben sie nichts zu tun, auch nicht als männliche Organe, wenn man endlich offen zugibt, und das wird nur eine Frage der Zeit sein, daß *Crossotheca* „*Hoeninghausi*" nicht zu *Lyginodendron-Sph. Hoeninghausi* gehört. Zum Teil ist dies schon in die Botanischen Lehrbücher übergegangen, wie in ENGLERs Syllabus, 8. Aufl., S. 105, 1919, wo es allerdings statt *Crossotheca Calymmotheca* heißt, aber *Crossotheca* gemeint ist, während es in andern als fraglich behandelt wird, wovon schon die Rede war.

---

54. Adalbert Blochwitz: Farbenänderung, Verschiedenfarbigkeit und Farbenvariation bei Schimmelpilzen.

(Verspätet eingegangen am 12. August 1928. Vorgetragen in der Aprilsitzung 1923.)

Schimmelpilzdecken — Aspergillen und Penicillien — ändern bekanntlich sehr oft im Laufe der Entwicklung ihre Farbe, bes. im höheren Alter; nicht nur dunkler werden sie, wie selbstverständlich, teils durch Zunahme der Conidienmenge, teils durch Verdickung der Conidienwand bzw. auch deren Emergenzen, Höcker oder Stacheln; sondern die anfangs lebhaften, klaren, frischen Farben gehen vielmehr über in ein trübes, stumpfes, „schmutziges" Grau, meist mit einem bestimmten oder schwer bestimmbaren Farbenton (Braun): Farbenänderung = Metachromie. Es ist nicht ausgeschlossen, daß Farbstoffe später zersetzt werden, für gewisse Farbstoffe sogar sehr wahrscheinlich; aber es ist nicht wahrscheinlich, daß ein wiederholter Wechsel, Verschwinden und Neubildung von Farbstoffen, stattfindet. Untersucht worden sind diese Vorgänge m. W. noch nicht. Es fragt sich insbesondere, ob diese Vorgänge artspezifisch sind, um in die Diagnose aufgenommen zu werden, oder ob sie eine allgemeine Erscheinung sind oder von äußeren Bedingungen abhängen, von welchen und in welcher Weise. Das bekannteste Beispiel ist *A. flavus:* unreife Conidienköpfchen gelb, reife grün, ältere meist über oliv in ein mehr oder weniger dunkles Braun übergehend: Jugendfarbe — Reifefarbe — Altersfarbe.

Daneben gibt es entschieden Fälle, in denen Conidiendecken oder einzelne Teile derselben, von demselben Ausgangsmaterial erhalten, dauernd oder doch im gleichen Entwicklungsstadium verschiedene Färbung zeigen und zwar nicht nur geringe Nuanceunterschiede, sei es unter verschiedenen Versuchsbedingungen, sei es unter gleichen oder wenigstens scheinbar gleichen (ein Substrat, wie keilförmige Brotstreifen oder Gelatine, trocknet an verschiedenen Stellen, z. B. an der Spitze, verschieden rasch ein oder ändert durch den Stoffwechsel des Pilzes verschieden rasch seinen Nährstoffgehalt und seine acidimetrische Reaktion): Verschiedenfarbigkeit = Heterochromie. (Der exaktere Ausdruck *ἑτεροχροιότης* ist etwas schleppend und ungewohnt.)

Noch viel häufiger beobachtet man Farbenunterschiede an

Kulturen von verschiedenen Stämmen einer Art, ein Umstand, der oft nicht beachtet wird und zu Widersprüchen in den Beschreibungen verschiedener Autoren geführt hat, meist aber zur Aufstellung neuer Species: Farbenvariation. Infolge dieser Variabilität verläuft natürlich auch die Farbenänderung bei verschiedenen Stämmen einer Art verschieden.

Die meisten Angaben der Autoren in ihren Speciesbebeschreibungen sowohl über Metachromie wie Heterochromie beruhen allerdings auf mangelhafter Trennung von Mycel- und Conidienfarbe, sogar bei dem allbekannten *A. niger* mit gelbem Mycelfarbstoff. Das Tollste, was auf diesem Gebiete geleistet worden ist, ist *Aspergillus versicolor* Vuillemin, der seinen Namen einer unglaublich fahrlässigen Verwechslung von Mycel- und Conidienfarbe verdankt (C. R. Ac. Franç. 138 p. 1350. 1904). Er soll auf Mg-freier Lösung rosa Conidien, auf Mg-haltiger grüne erzeugen. In Wirklichkeit wächst er auf Mg-freier Lösung überhaupt nicht, auf Flüssigkeit einschl. Gelatine bildet er überhaupt schwer Conidien, höchstens unreife, farblose, zwischen denen das intensiv rote Mycel durchschimmert; reife Conidien sind grün (es gilt das allerdings in erster Linie nur von dem VUILLEMINschen und dem WEHMERschen Stamm; andere Stämme sporulieren auch auf Flüssigkeiten gut). Eine ganze französische Dr.-Dissertation, die sich anmaßend betitelt: „Sur quelques erreurs dans la détermination des mouffes“ B. MIRSKY. Thèse. Nancy (1903), besteht einzig und allein aus dieser „erreur dans la détermination des mouffes“. Zufällig ist übrigens der Name ganz zutreffend gewählt, wenn man ihn auf die Mycelfarbe bezieht: bei saurer Reaktion gelb, bei neutraler orange, bei alkalischer rot. Nebenbei bemerkt, kommt auch hier echte Heterochromie vor, aber zwischen grünen und gelben Conidien (s. unten). Nicht nur Mycel- und Conidienfarbe müssen auseinandergehalten werden, sondern auch „Deckenfarbe“ und Conidienfarbe. Die „Deckenfarbe“, die von den meisten Autoren ausschließlich angegeben wird, oft für jede einzelne Kultur, ohne nach den Ursachen der Abweichungen zu fragen, ist starken Modifikationen unterworfen, abhängig u. a. von der lockeren oder dichteren Stellung der Conidienträger, der mehr oder minder reichlichen Conidienmenge, auch wohl von der Farbe der Stiele, z. B. bei *A. flavipes*. Das anfangs homogene, stark lichtbrechende Plasma wird im Alter körnig und trübe und zieht sich infolge Verdunstung von der Wand zurück, sodaß Luftzwischenräume entstehen. Dadurch wird die Empfindung „Weiß“ erzeugt und bei farbiger Beimischung „Grau“.

Ein *A. flavus*, den ich 1906 von Herrn F. A. F. C. WENT aus Utrecht zur Bestimmung erhielt, zeigte teils grüne, teils gelbe Polster und solche nebeneinander auch bei Aussaat rein grüner oder rein gelber Conidien. 1903 hatte MASSALONGO einen gelben *A. venetus* beschrieben; 1906 erhielt ich dann auch Stückchen von Weidenruten eines Weinflaschenkorbes mit trüb gelbbraunen kleinen Polstern; bei Aussaat ergaben diese aber stets grüne Kulturen: den gemeinen *A. versicolor*, mikroskopisch mit dem Original und mit MASSALONGOs Beschreibung übereinstimmend. Wenn der Nährboden einer Kultur vollbedeckt ist mit Conidienträgern, aber noch reich an Nährstoffen, so wächst über die erste Decke hinaus eine zweite Schicht, einen „Wald über dem Walde“ bildend. Diese zeigt oft eine ganz andere Farbe als die erste, meist die normale Jugendfarbe, wenn eben Nährstoffe oder Feuchtigkeit zur Reifung nicht ausreichen; bisweilen aber ist es eine andere, so bei *A. varians* und *versicolor* mehrfach grünblau statt chromgrün. Ferner kann man beobachten, daß bei den in Betracht kommenden Arten, den gelb-, blau- und reingrünen, die Färbung von der Temperatur abhängt: je niedriger die Temperatur, um so mehr blau bzw. grün, je höher, um so mehr braun; besonders bei meinen mehrfach wiederholten Minimum- und Maximum-Bestimmungen fiel dies deutlich in die Augen. Bei etwa maximalen Temperaturen tritt bei vielen *flavus*-Stämmen ein Ergrünen überhaupt nicht ein: die Färbung geht aus Gelb unmittelbar in Braun über. Ohne Zweifel ein indirekter Einfluß: bei verschiedener Temperatur reguliert der Pilz seinen Stoffwechsel in verschiedener Weise (s. unten). Andere Modifikationen dieser Art werden durch das Licht verursacht: *A. atropurpureus*, *japonicus*, *violaceo-fuscus* sind im Dunkeln tiefviolett, in intensivem Sonnenlicht graubraun. Einzelne dauernd gelbe Flecke in grünen Decken treten bei manchen Species, wie *A. varians*, *versicolor*, *nidulans*, die untereinander eng verwandt sind, auf verschiedenen Nährböden gelegentlich auf, besonders auf Gelatine und Nährlösung, anscheinend regellos. Daß sie in schräggelagerten Reagenzgläsern am auskeilenden Ende der Gelatine oder Flüssigkeit an den Glaswänden in versprengten Tröpfchen auftreten, ist schon angedeutet worden; in dünner Schicht verarmt das Substrat rascher an bestimmten Nährstoffen als anderwärts; aber an welchen Stoffen, welcher Faktor im Stoffwechsel des Pilzes das Auftreten der grünen Farbe bedingt oder verhindert, das ist daraus nicht ohne weiteres zu entnehmen; auch die abnormerweise gelben Conidien sind reif und keimfähig, haben nicht etwa Jugendfarbe.

Gelb als Jugendfarbe bei *A. flavus-Oryzae* läßt sich nun zunächst z. T. darauf zurückführen, daß bei den gelbgrünen — einschl. *A. Tamarii* — die Membran der Blase und Sterigmen gefärbt ist, aber nur zum Teil hierauf; denn auch die Conidien sind anfangs rein gelb. 1907 hatte ich bei Versuchen über Sclerotienbildung 2 ERLENMEYERkölbchen des oben erwähnten *A. flavus* Utrecht unter luftdichtem Verschluß gehalten (Kautschukstopfen), 2 Vergleichskulturen unter dem üblichen Watteverschluß. Die ersteren blieben dauernd olivgrün, die letzteren wurden, wie gewöhnlich, braun. Das Substrat, Brot, in den verschlossenen Kölbchen naturgemäß feucht geblieben, reagierte deutlich sauer (trotz Abwesenheit von Bakterien), in den Vergleichskulturen war mir ein schwacher Geruch nach Ammoniak bzw. Methylaminen aufgefallen; die Reaktion war alkalisch bzw. ammoniakalisch. Die grünen Conidien, in einem Tropfen NH_4OH oder NaOH auf den Objektträger gebracht, wurden makroskopisch wie u. d. M. sofort braun, die braunen der Vergleichskulturen in Salz- oder Essigsäure grün. Der Prozeß war umkehrbar. Es ließ sich der gleiche Farbenumschlag bei allen grünen, gelb-, blau-, graugrünen Aspergillen, Citromyceten, Penicillien nachweisen. In den erwähnten dauernd gelben Flecken grüner Kulturen werden die Conidien durch Betupfen mit Säure entweder sofort grün, bisweilen aber garnicht verändert; im letzteren Falle liegt echte Heterochromie vor, im ersteren vielleicht Jugendfarbe. In ganz jungen Kulturen von *A. flavus*, deren Sterigmen noch keine oder nur ganz unreife Conidien tragen, kann man die rein gelben Köpfchen durch Betupfen mit HCl nicht grün färben; erst in einem gewissen Entwicklungsstadium kann man das reine Gelb in Grün überführen, und zwar, wie immer, momentan. Somit ist ausgeschlossen, daß der gelbe Farbstoff in einen grünen verwandelt werde; beide bestehen nebeneinander.

Es wurden nun sämtliche ca. 50 *Aspergillus*stämme auf sauren und alkalischen Lösungen kultiviert in Abstufungen von je $^1/_{100}$ Normalität. Nun ist von vornherein klar, daß in den Conidien nicht die gleiche acidimetrische Reaktion zu herrschen braucht wie im Substrat; der Pilz regelt seinen Stoffwechsel autonom, in weiten Grenzen unabhängig von den gebotenen Nährstoffen. Auch ändert er mit der Zeit die Reaktion des Substrates, teils durch Elektion (NO_3 aus KNO_3 hinterläßt K_2CO_3, $AmNO_3$ die giftige HNO_3), teils durch Sekretion, und diese wieder richtet sich nach der Zusammensetzung der Nährlösung. Andererseits hängen die Conidien noch lange nach ihrer Abschnürung durch Plasmabrücken in den „Isthmen“

zusammen und erhalten Nährstoffe zugeführt; es ist also die Möglichkeit gegeben, daß auf diesem Wege auch eine Änderung der Reaktion der Lösung sich in den Conidien auswirkt. Wie aber zu erwarten war, erweist sich der Einfluß nicht so stark, daß auf jeder angesäuerten Lösung etwa nur grüne, auf jeder alkalischen nur gelbe bzw. braune Conidien auftreten, er äußert sich aber ganz unverkennbar darin, daß die Conidien um so intensiver grün werden, bzw. um so länger grün bleiben, je saurer die Lösung, um so dunkler, bzw. um so früher braun, je alkalischer. Bei höherer Acidität tritt meist gar keine Bräunung ein. Durch WEHMER wissen wir, daß bei niedrigerer Temperatur säurebildende Arten mehr und länger Säure nachweisen lassen, bei höherer dagegen eine raschere bzw. vollständigere Oxydation zu CO_2 eintritt. Auch bei Species, wo organische Säuren bisher nicht nachgewiesen wurden, müssen wir solche annehmen, sofern KNO_3-Lösung trotz Elektion neutral bleibt. *A. Oryzae* bildet Zitronensäure und ist nur eine in der Kultur gewonnene Wuchsform des *A. flavus*; auch für *A. flavus* ist sie zweifellos und bei dem gleichfalls dazugehörigen *A. Tamarii* von mir nachgewiesen. So erkläre ich die erwähnte Abhängigkeit der Conidienfarbe von der Temperatur.

U. d. M. läßt sich nun erkennen, daß bei allen in Betracht kommenden Species Membran und Inhalt der Conidien verschiedene Farbe besitzen: die Membran ist gelb, später braun, das Plasma — leider meist recht schwach — grün bzw. bläulich gefärbt. Die Wand wird u. d. M. durch Säuren heller, durch Alkalien dunkler gefärbt. Blasen- und Sterigmenwände zeigen u. d. M. das gleiche Verhalten, enthalten also den gleichen Farbstoff. Sie werden nicht grün in Säure, ebensowenig die jüngsten Conidien, genau wie bei makroskopischer Betrachtung. Bei Conidien, die nur einen Farbstoff enthalten, erstreckt sich Metachromie, Heterochromie, Variabilität nur auf Intensitäts-, nicht Qualitäts-Unterschiede, wie ganz natürlich. Wie sich Metachromie aus dem Nebeneinander zweier Farbstoffe erklärt, so kann man umgekehrt aus der Erscheinung der Metachromie auf das Vorhandensein von 2 Farbstoffen schließen; so ist *A. violaceo-fuscus Gasperini* ziemlich lange braun oder vielmehr dunkelgrau und bekommt erst später einen violetten Ton. Daraus kann man auf das gleiche bei nahe verwandten Arten schließen, die die gleiche Färbung, aber bisher noch keine Metachromie zeigten.

Der gelbbraune Wandfarbstoff läßt sich durch Alkali oder Ammoniak extrahieren, reichlicher aber nur bei höherer Temperatur (40—60°) auch beim Kochen nicht vollständig und nicht ohne

Zerstörung des grünen oder blauen Farbstoffes. Extrahierte Conidien ergrünen in Säure nicht mehr. Nach Abdunsten des Benzins bei höherer Temperatur getrocknete Conidien können ebenfalls nicht mehr zum Ergrünen gebracht werden; auch hierbei wird der Farbstoff zerstört. Beim Absättigen des alkalischen Extraktes wird Schleim ausgefällt und der Farbstoff mechanisch mitgerissen, mehr oder weniger vollständig, je nachdem ob ganz allmählich oder mit konzentrierterer Säure neutralisiert wird. Das Mucin muß daher zuvor durch Einleiten von CO_2 ausgefällt werden. Das Filtrat wird durch Säure heller gelb, oft fast entfärbt — je nach Konzentration —, durch Alkali dunkler bis braun. Der Farbstoff verhält sich also ganz wie Curcumin, nicht wie ein Indikator: je saurer, um so heller, je alkalischer, um so dunkler. (Selbstverständlich darf kein Kork verwendet werden, der an Alkali einen tiefbraunen Farbstoff abgibt.)

So erklärt sich das Braunwerden im Alter außer durch Farbstoffzunahme vielleicht durch Änderung der Reaktion; so erklärt sich, daß beim Eintragen reifer Conidien in Säure die Wand heller wird, der grüne Farbstoff im Innern dadurch stärker zur Geltung kommt, umgekehrt beim Einbringen in KOH verdeckt wird. Es wäre auch nicht ausgeschlossen, daß dabei ähnliche Fällungen wie im Reagenzglas auch in der Wand sich abspielen. Das kann aber nicht ausreichen zur Erklärung dafür, daß in jungen, rein gelben Conidien Säure einen so intensiven Farbumschlag bewirkt, noch weniger, daß in ganz jungen Conidien wie bisweilen in dauernd gelben dieser Farbumschlag ausbleiben kann; bei den ersteren ist die Wand noch keineswegs so farbstoffreich, um ein so intensives Grün zu verdecken. Es bleibt also nur eine Leukobase anzunehmen, welche bei saurer Reaktion in Grün übergeht. In den eben abgeschnürten Conidien ist diese Leukobase ebensowenig vorhanden wie in Blase und Sterigmen; erst beim Reifen entsteht entweder die Leukobase oder direkt Grün, je nach der jeweils herrschenden Reaktion in den Conidien. Diese ist offenbar bei verschiedenen Stämmen verschieden, denn der Zeitpunkt des Ergrünens tritt in sehr verschiedenen Entwicklungsstadien ein. Unterbleibt aus Mangel an Stoffen irgendwelcher Art auch die Bildung der Leukobase, so kann auch durch Säure kein Grün hervorgerufen werden; die erbliche Anlage zur Ausbildung des grünen Stoffes bleibt gleichwohl erhalten. Metachromie wie Heterochromie beruhen somit beide auf dem wechselnden Mengenverhältnis zweier Farbstoffe bzw. dreier, wenn wir die Bindungen des Wandfarbstoffes an Säure oder Alkali als verschiedene Farb-

stoffe in Rechnung setzen. Die trübgraue oder graubraune „Altersfarbe“ aber beruht auf der Beimischung von „Weiß“ (siehe oben); Mischung aller „Farben“ (sog. Spektralfarben) gibt bekanntlich die Empfindung: farblos, Mischung farbloser Stoffe von verschiedenen Brechungsexponenten (Luft und Plasma) die Empfindung „Weiß“, Mischung von „Farbstoffen“, welche alle Teile des Spektrums etwa gleichmäßig absorbieren, das farblose „Grau“, bei verschieden starker Absorption in den einzelnen Bezirken des Spektrums mit farbigem Haupt- oder Nebenton. Daraus wie aus der Zerstörung der Inhaltfarbstoffe in der Hitze erklärt sich auch die Verfärbung ins Graue beim Abtöten von Kulturen im Dampftopf.

Die Variabilität endlich wird in einer Abhandlung über „Variabilität und Erblichkeit“ behandelt werden. Hier nur einige Beispiele zur Veranschaulichung. *A. flavus* zeigt alle Mischungsverhältnisse von rein grünen bis zu rein braunen Stämmen. Ihre Zusammengehörigkeit ist einwandfrei erwiesen durch die Tatsache, daß der oben erwähnte *A. flavus* Utrecht im Laufe vieler Generationen den grünen Farbstoff vollständig verloren hat und tiefbraun geworden ist, ganz wie *A. Tamarii* Kita (s. „Eine allgemeine Ursache spontaner Verlustmutationen bei Schimmelpilzen“. Ber. D. B. G. 41 p. 205ff. 1923). Auch die Mycelien enthalten oft mehrere Farbstoffe und noch öfter solche, die mit der Reaktion veränderlich sind. Bei *A. versicolor* (s. oben) erkannte ich dies 1906 sofort, höchst erstaunt, daß diese auffällige Erscheinung bei einer Promotionsarbeit über diesen Gegenstand gar nicht bemerkt worden war; zu meinem großen Bedauern war die Entdeckung aber schon kurz vorher von COUPIN und FRIEDEL gemacht worden. Noch mehr muß man sich wundern, daß dies bei einem so häufigen und schon mehrfach unter verschiedenen Namen beschriebenen Pilz nicht schon früher bemerkt worden ist; man ersieht daraus, wie wichtig die Beachtung dieser Tatsachen für Diagnose und Bestimmung ist. Nicht einmal bei dem so gemeinen *A. glaucus* ist dies beachtet worden. Dieser bildet 4 Mycelfarbstoffe bei verschiedenen Stämmen in sehr verschiedenen Mengenverhältnissen: 1. gelb, löslich in Wasser, Alkohol, Äther, Benzin; auch in den Perithecien enthalten; beim Stehen an der Luft und Abdunsten des Äthers wird er mit KOH blutrot oder ziegelrot; wässerige und alkoholische Lösung oft grünlich fluoreszierend (s. KLÖCKER, sur une substance rassemblant à la Fluoresceïn dans les cultures de l'*A. glaucus.* C. R. labor. Carlsberg 11 p. 312—14. 1917); 2. ziegelrot, unlöslich in kaltem Wasser, leicht in siedendem,

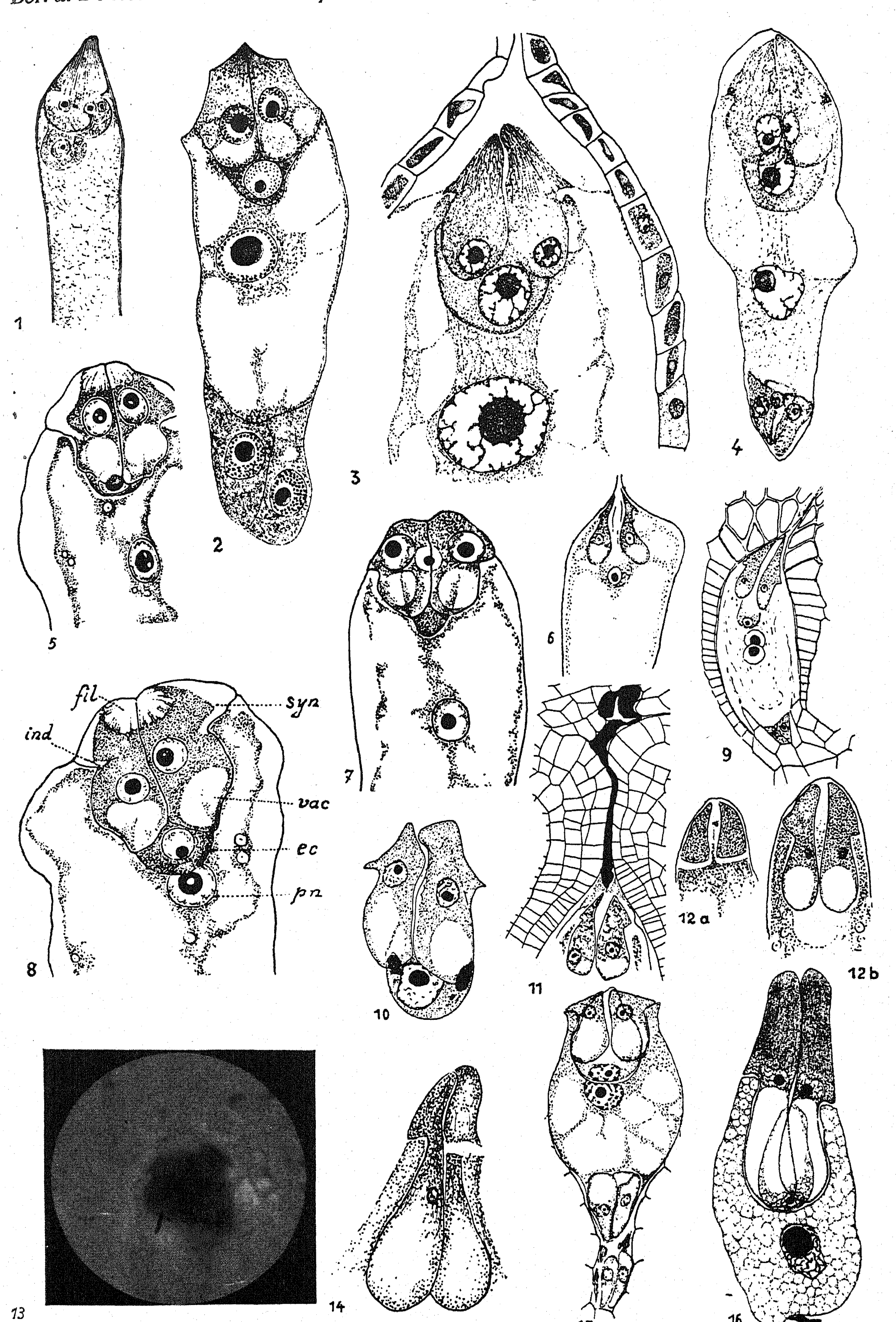
wenig in kaltem Alkohol, vollständig in siedendem, leicht in Äther; in Lösung, konzentriert, tief weinrot; unlöslich in Benzin und dadurch von 1 zu trennen; 3. braun, unlöslich in saurer Lösung, daher nach Extraktion von 1 und 2 im Mycel, bisweilen auch als Bodensatz zurückbleibend, löslich in Alkalien mit 4. violetter Farbe und durch Kochen mit KOH vollständig zu extrahieren. BAINIER (C. R. Soc. Myc. Fr. 27 p. 353. 1911) untersuchte die Farbstoffe zweier *glaucus*-Stämme, beschreibt die Färbung in verschiedenen Lösungsmitteln und, da diese bei beiden Stämmen etwas abweichend sind, nach dem Grundgesetz über Variabilität eben selbstverständlich, benennt er sie mit verschiedenen Namen; eine Trennung hat er nicht versucht oder nicht erreicht und klagt daher bitter, daß die Chemie der Farbstoffe „trop complex“ ist und „trop difficile de pouvoir donner des renseignements chimiques“. In enger Berührung mit der Nährlösung oder anderm Substrat sind die Mycelien von der Reaktion derselben viel stärker abhängig als die Conidien und zeigen jede Änderung derselben an, wofern die Pigmente mit der Reaktion veränderlich sind; so erkennt man direkt, daß verschiedene Stämme einer Art ihren Stoffwechsel in verschiedener Weise regeln: manche *glaucus*-Stämme werden auf anfangs neutralen Substraten stets braun, andere violett, obwohl also der Farbstoff stets der gleiche ist. Auch hier gibt es eine Metachromie: die Farbstoffe des *A. glaucus* treten nacheinander in der oben eingehaltenen Reihenfolge auf. Nun habe ich aber einen *Aspergillus* gefunden — oder vielmehr aus Japan und Amerika erhalten —, der von obigen Farbstoffen nur den gelben bildet und nur auf Nährlösung, stets aber einen intensiv grünen, auch in den Stielen, Blasen, Sterigmen, Conidien. Hier darf man wohl von einer besonderen Art sprechen: *A. pseudoglaucus*. Wie schon angedeutet, sind wahrscheinlich auch obige Farbstoffe chemisch leicht ineinander überzuführen; das tiefgrüne Mycel gibt nach Kochen mit KOH und eintägigem Stehen an der Luft den violetten, durch Säuren braun zu fällenden Stoff an die Lösung ab.

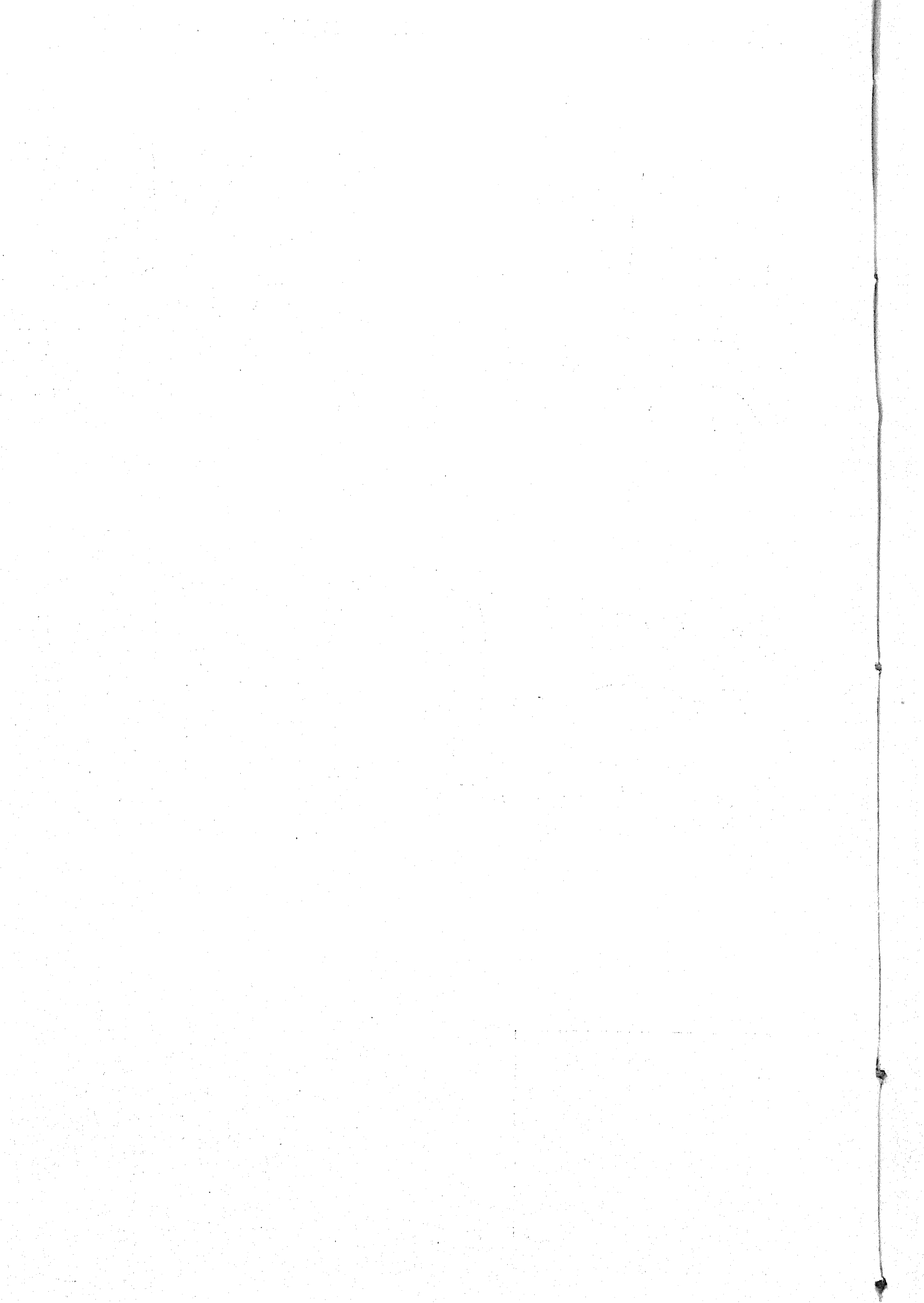
Alle diese Tatsachen waren mir schon vor dem Kriege bekannt; die Hauptresultate wurden niedergelegt in einer kurzen Zusammenfassung („Vergleichende Physiologie der Aspergillen“. Cb. Bact. u. Par. II. 39 p. 497. 1913); sie sollten indes erst bekanntgegeben werden, nachdem eine chemische Trennung, Identifizierung, Charakterisierung sämtlicher Farbstoffe erfolgt sei. Leider mußte ich über den Lösungsversuchen brüten wie über der Quadratur des Zirkels; alle Lösungsmittel versagten. Aus Mangel an echtem Benzin — zum Abspülen und Entfetten der Conidien —

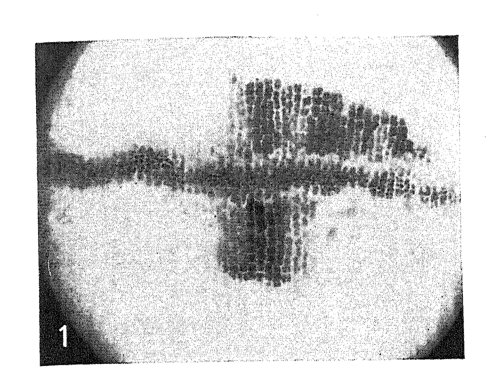
mußten die Versuche während des Krieges suspendiert, aus Mangel an einem Arbeitsplatz nach dem Kriege aufgegeben werden.

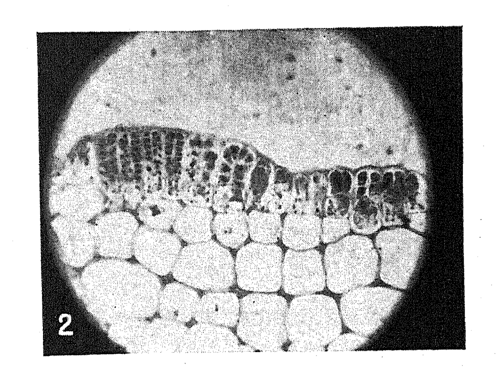
Zur weiteren Bearbeitung der Variabilitätsfragen bitte ich um Überlassung aller Aspergillen-Funde (außer *glaucus* und *niger*).

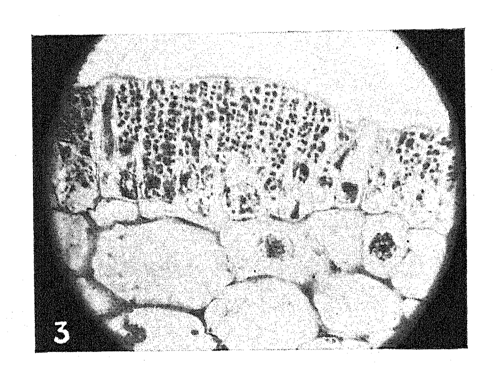
Nachtrag. Ein extremes und höchst merkwürdiges Beispiel von Heterochromie liefert *A. ustus*, entdeckt von THOM (The Aspergilli. Baltimore 1926). Primäre Conidien, d. h. solche, deren Träger direkt aus dem Substrat hervortreten, nur auf trockenem Substrat, unbefeuchtetem Brot, sind kupferrot, bronzefarbig; auf feuchterem Brot nur Luftmycelien mit seitlichen Trägern; an diesen sekundäre Conidien: rehbraun, grau, grün in allen Übergängen von den roten zu den braunen usw. mit steigendem Feuchtigkeitsgehalt in der angegebenen Reihenfolge. Gelb, das von THOM auch aufgeführt wird, sind nur die Hyphen einschl. der Lufthyphen.

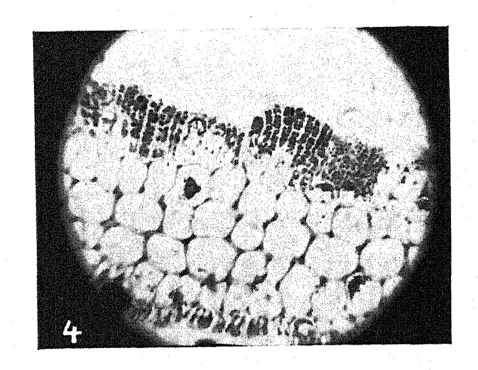

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12 a
12 b
13
14
15
16
fil
syn
ind
vac
ec
pn

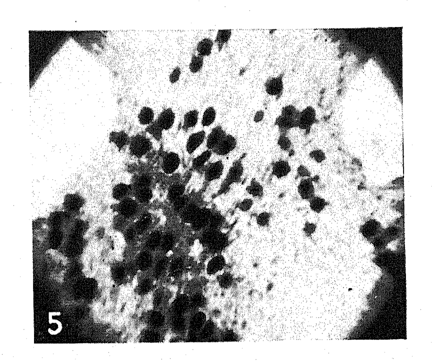


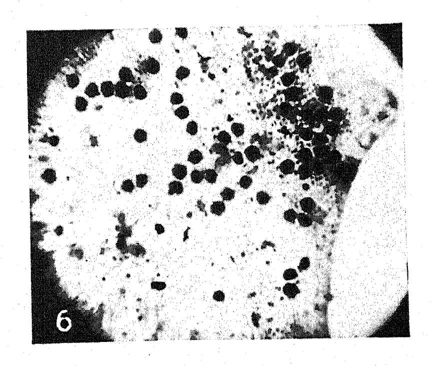

1

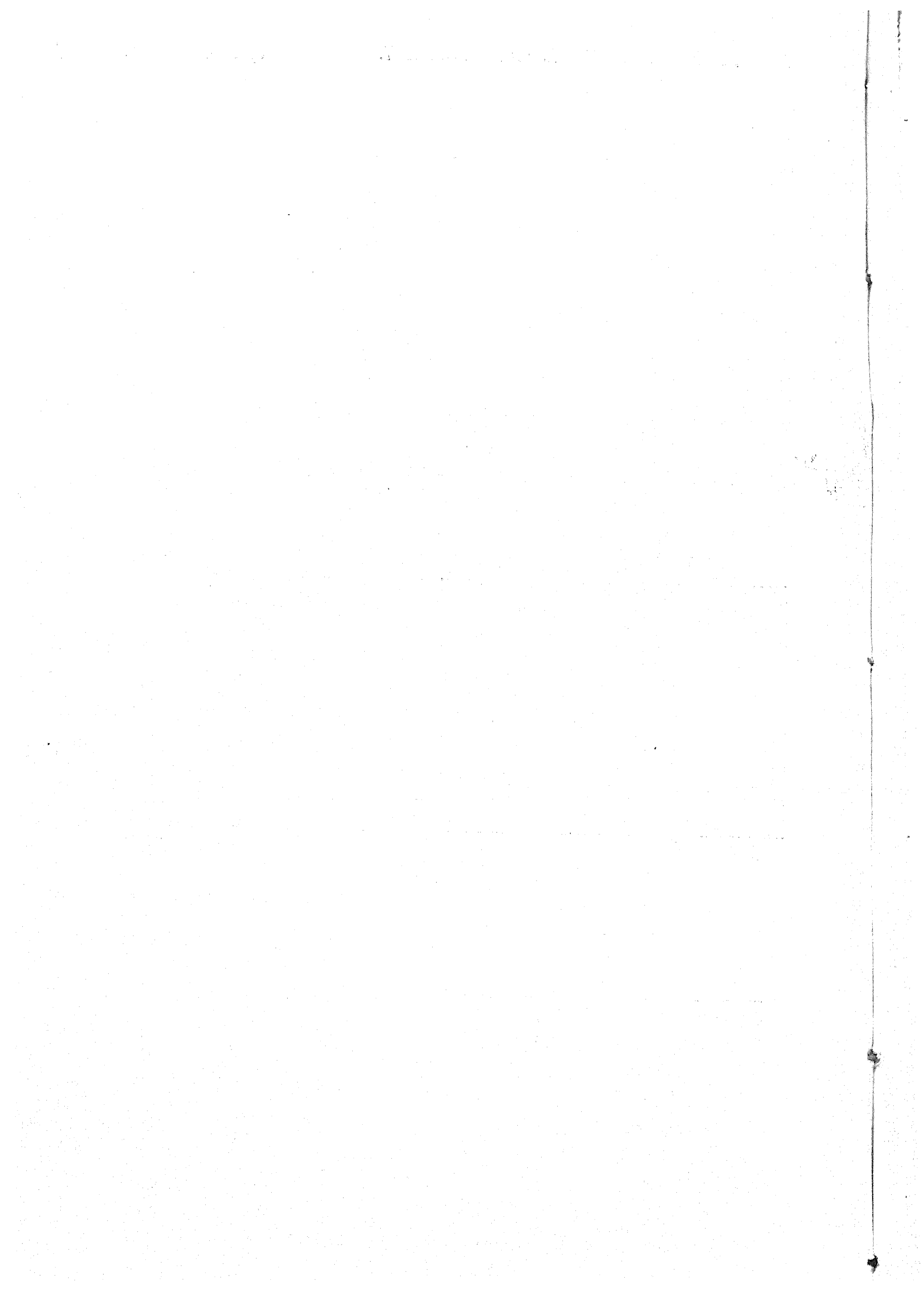

2

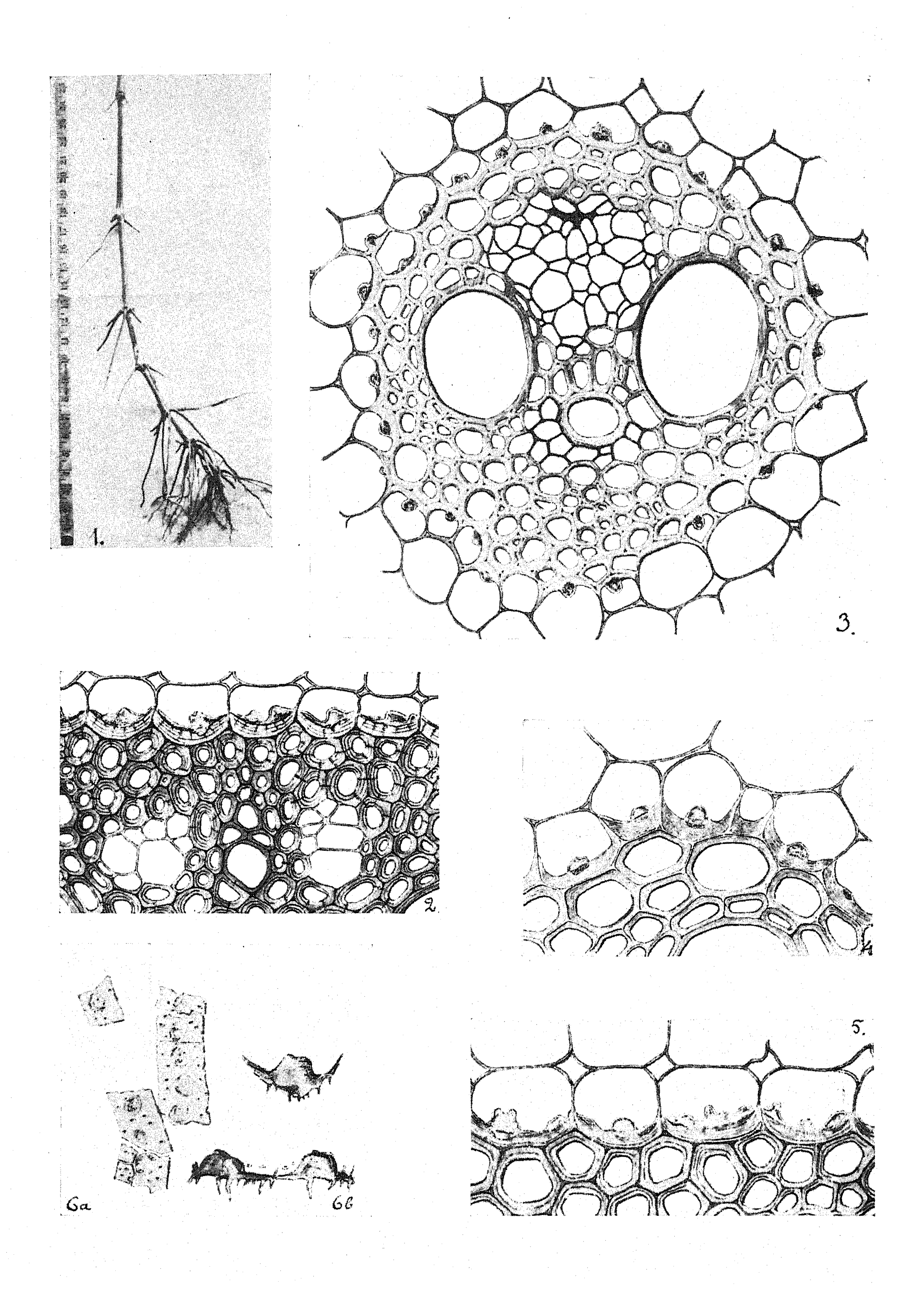

3

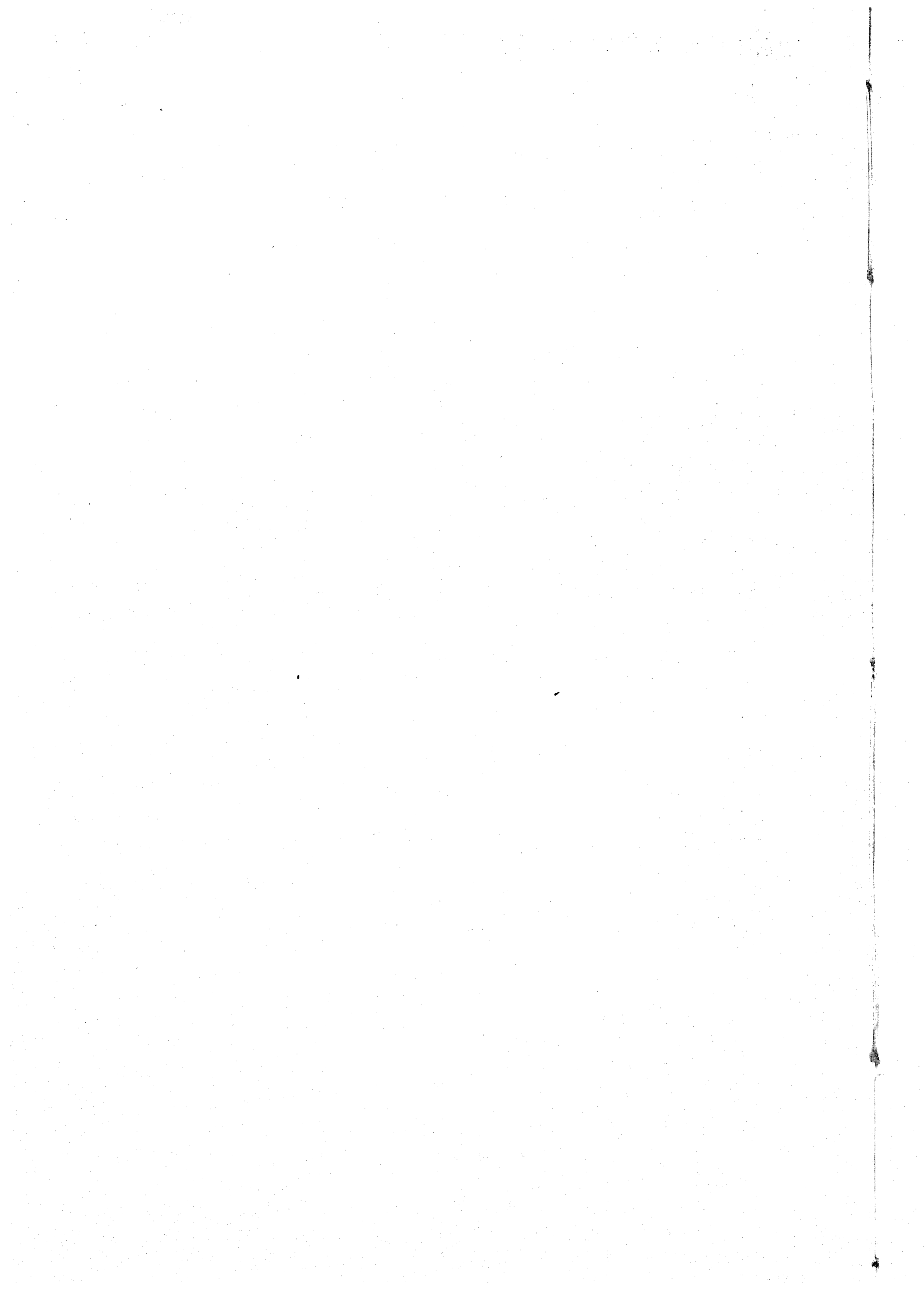

4

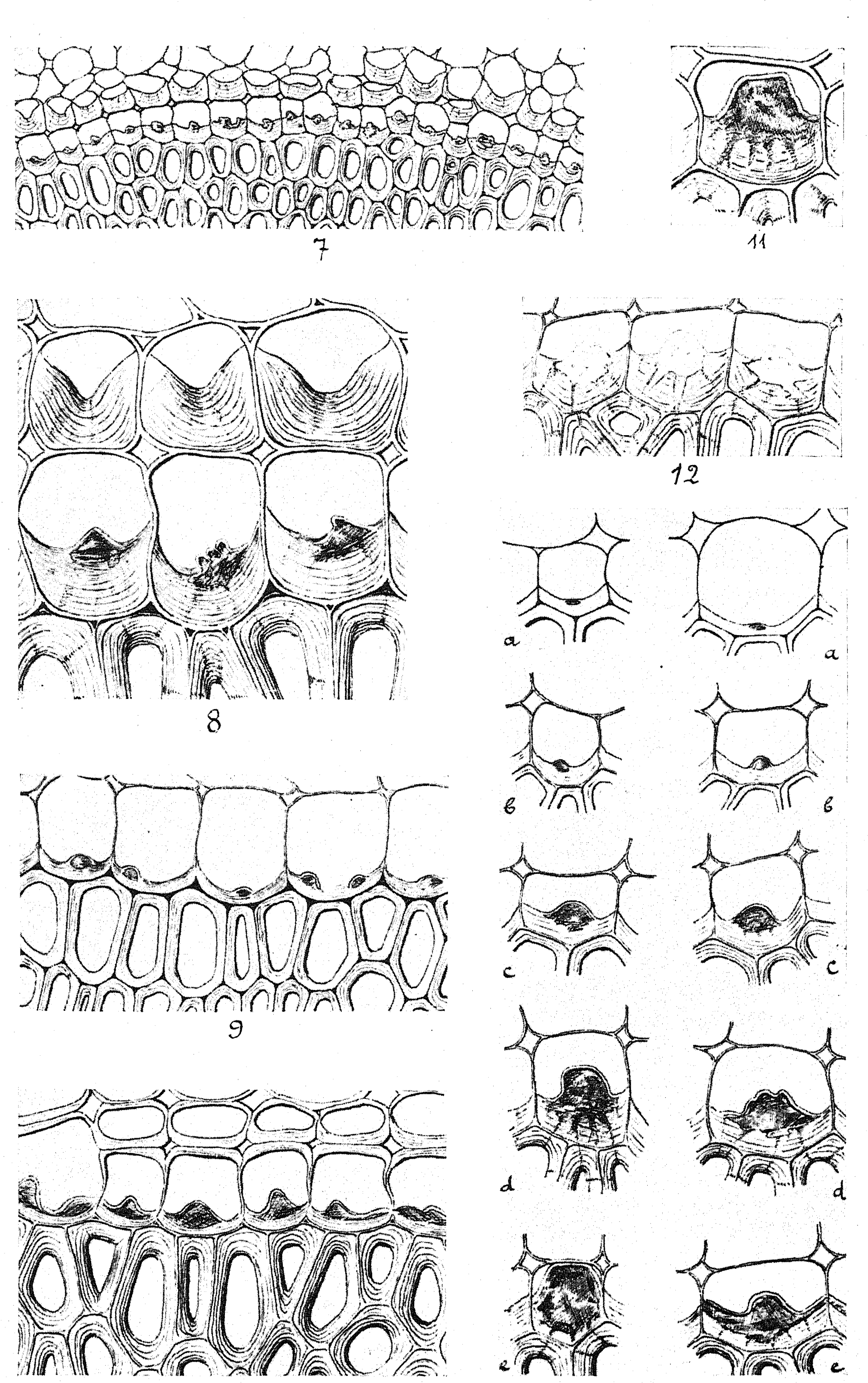

5


6



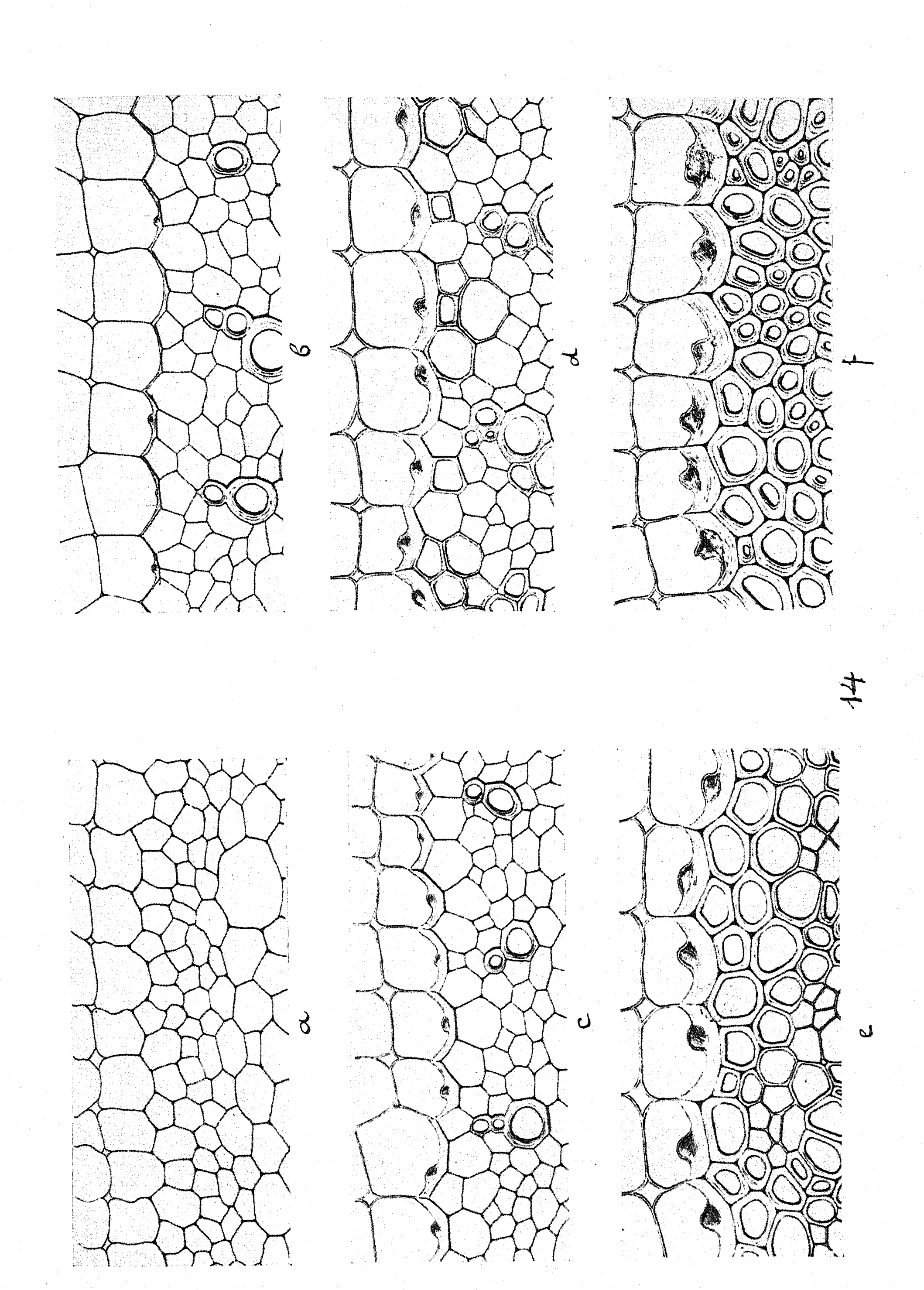

1.
3.
2.
4.
5.
6a
6b

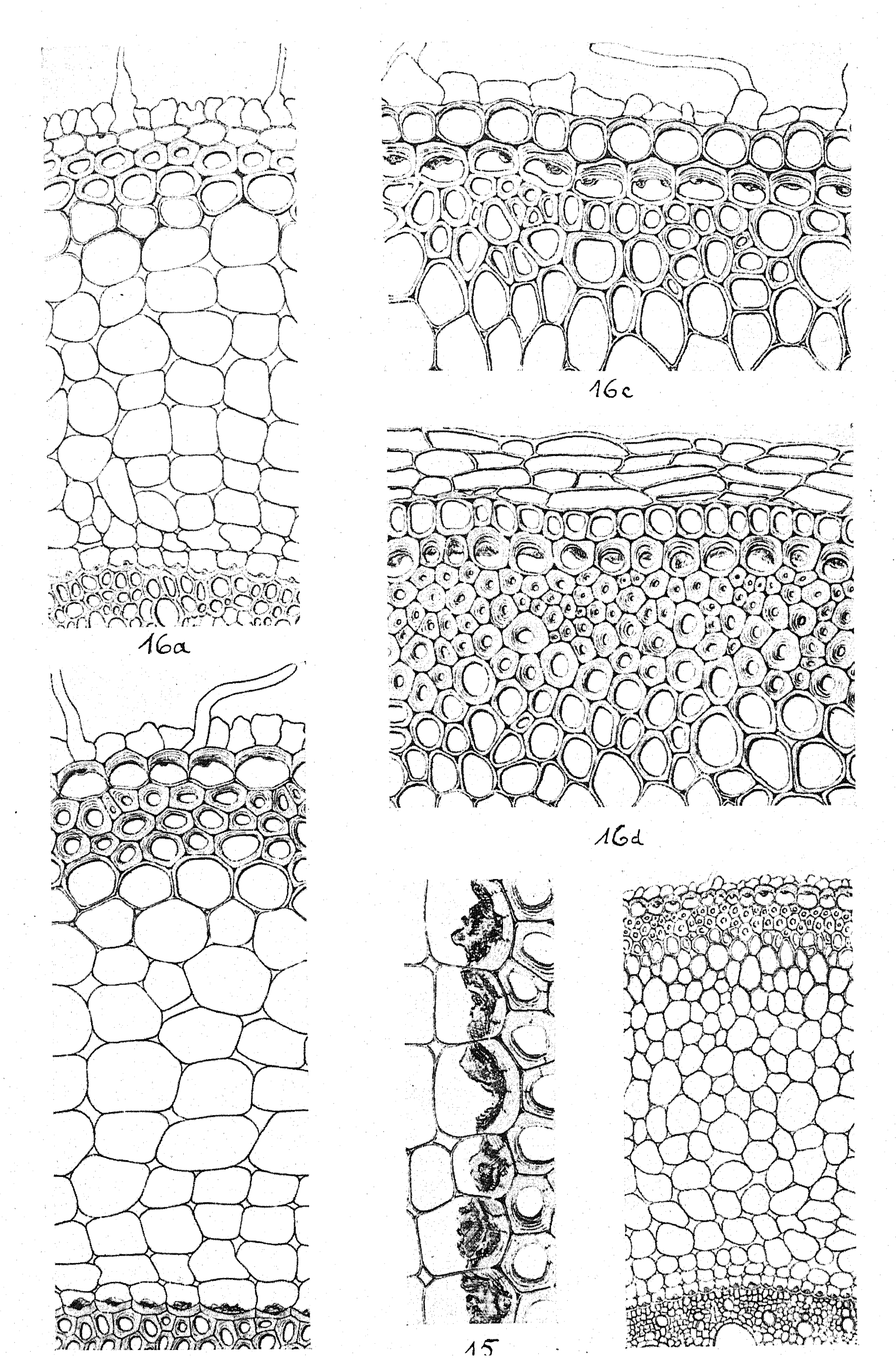


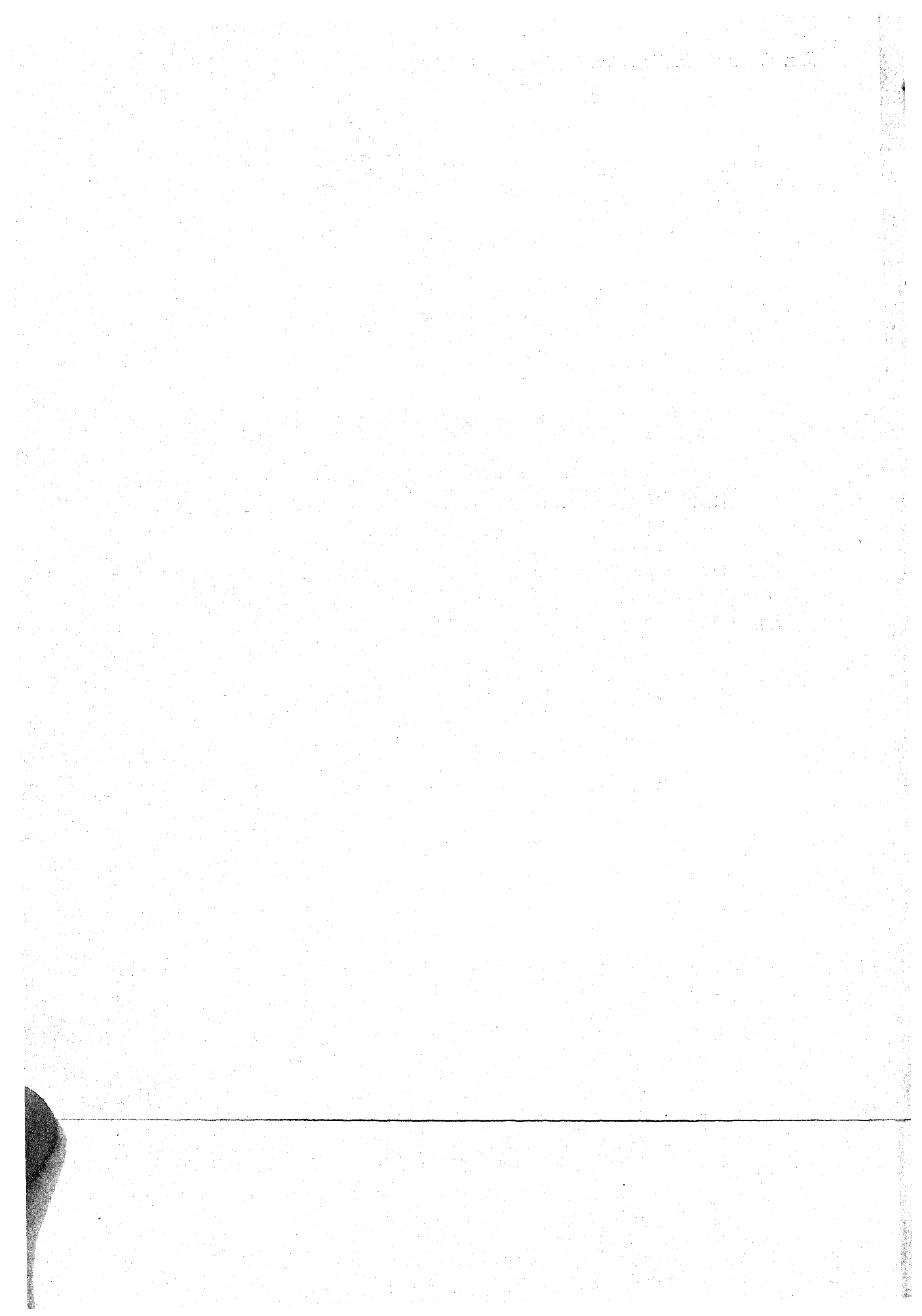


7
11
12
8
a
a
b
b
c
c
9
d
d
e
e




b
d
f
14
a
c
e


16c
16a
16d
15



Sitzung vom 26. Oktober 1928.

Vorsitzender: Herr L. DIELS.

Der Vorsitzende teilt mit, daß das korrespondierende Mitglied Herr

Dr. **Gunnar Andersson,**

Professor in **Djursholm** bei Stockholm, am 15. August 1928 verstorben ist; außerdem hat die Gesellschaft den Tod zweier ordentlicher Mitglieder zu beklagen, der Herren

Carl Bergsten,

Dipl.-Ingenieur in **Leipzig-Schleußig,** und

Dr. **Emil Bucherer**

in **Basel.**

Zu Ehren der Verstorbenen erheben sich die Anwesenden von ihren Plätzen.

Der Vorsitzende teilt mit, daß an unser Mitglied Herrn Professor Dr. ARWED WIELER in Aachen zu seinem 70. Geburtstage am 5. August ein Glückwunschschreiben gerichtet worden ist, das folgenden Wortlaut hat:

Sehr geehrter Herr Professor!

Zum 70. Geburtstag bringt Ihnen die Deutsche Botanische Gesellschaft, der Sie seit dem Jahr 1885, also seit mehr als 40 Jahren, angehören, die besten Glückwünsche dar und gedenkt dankbar Ihrer Verdienste um die botanische Wissenschaft. Wie stark Ihre Neigung zu ihr gewesen sein muß, geht schon daraus hervor, daß Sie den ursprünglich ergriffenen kaufmännischen Beruf aufgaben, um Naturwissenschaften zu studieren. Sie begannen in Heidelberg und wurden von PFITZER zu Ihrer ersten Arbeit über die durchscheinenden und dunkeln Punkte auf den Blättern und Stämmen einiger Hypericaceen angeregt, die im Jahre 1880 erschien. Dann aber, als Sie sich nach Tübingen wandten, hat Sie PFEFFER für die Physiologie gewonnen, und so promovierten Sie mit einer physiologischen Arbeit, welche die Beeinflussung des Wachsens durch verminderte Partiärpressung des Sauerstoffs behandelt, und die 20 Jahre später noch Anlaß zu

einer Diskussion gab. Mit Ihrer Habilitationsarbeit für die technische Hochschule in Karlsruhe im Jahre 1888 beginnt nun die große Reihe Ihrer Untersuchungen über die Wasserleitung und den Bau der Wasserleitungsbahnen, denen wir wertvolle Aufschlüsse über diesen Gegenstand verdanken. Daß es wesentlich der letzte Jahresring ist, der die Wasserleitung im Holz des Stammes besorgt, was jetzt in die Lehrbücher übergegangen ist, haben Sie zuerst festgestellt und betont. Besonders wichtig aber auch scheint uns in Ihren Arbeiten der Nachweis, wie sehr die Morphologie und Anatomie der Pflanze von äußeren Umständen abhängig ist. Zu dieser Arbeitsreihe dürfen wir wohl auch rechnen Ihre Monographie über das Bluten der Pflanzen und Ihre Schriften über die Ursache der Serehkrankheit des Zuckerrohrs, denn Sie zeigten, daß diese Krankheit auf einer Verstopfung der Leitungsbahnen beruht.

Aber nicht nur die Pflanze, sondern auch der Mensch hängt von äußeren Umständen ab: Ihre Anstellung als Dozent für Botanik an die technische Hochschule in Aachen veranlaßte Sie, die Ursache der in dem Industriegebiet häufig auftretenden Rauchschäden zu studieren. Ihre Werke über die Einwirkung schwefliger Säure auf die Pflanzen und über Pflanzenwachstum und Kalkmangel im Boden haben Sie nicht nur zu einem so angesehenen Sachverständigen in der Beurteilung der Rauchschäden gemacht, sondern sind auch für die Pflanzenphysiologie außerordentlich wichtig. Und schließlich gedenken wir Ihres bereits in zweiter Auflage erschienenen kleinen Buches über Kaffee, Tee und Kakao, auch gewissermaßen als ein Symbol ihrer etwas veränderten Stellung, als die technische Hochschule Aachens in eine Handelshochschule umgewandelt wurde. Mögen Sie noch manches Jahr hier tätig sein zum Nutzen Ihrer Schüler und zur Förderung unserer Wissenschaft, die Ihnen schon so vieles verdankt!

Im Namen des Vorstandes
der Deutschen Botanischen Gesellschaft
(gez.) DIELS.

Auf diesen Glückwunsch hat Herr A. WIELER durch ein Schreiben gedankt, das vom Vorsitzenden verlesen wird.

Am 28. August d. J. feierte unser Ehrenmitglied Herr Professor Dr. ROLAND THAXTER in Cambridge (U. S. A.) seinen 70. Geburtstag; im Namen des Vorstandes richtete an ihn der Vorsitzende folgendes Glückwunschschreiben:

Hochgeehrter Herr Professor!

Die Deutsche Botanische Gesellschaft rechnet es sich zur Ehre an, Ihnen heute, am Tage Ihres 70. Geburtstages, ihre aufrichtigen Glückwünsche darzubringen.

Vor 40 Jahren haben Sie sich, von entomologischen Studien ausgehend, mit einer Abhandlung über die Entomophthoreen der Vereinigten Staaten in die mykologische Wissenschaft eingeführt. Die schönen Tafeln, die an die Zeichnungen TULASNEs und BREFELDs erinnerten, brachten wichtige Einzelheiten über die Mannigfaltigkeit der Fortpflanzung, insbesondere der Zygotenbildung in dieser Gruppe. Es waren ebendieselben entomologischen Studien, die Sie bald auf Ihr eigentliches Lebenswerk führten, die Bearbeitung der Laboulbenien. Von dieser Gruppe, die vor Ihren Arbeiten nur in wenigen Formen bekannt war, haben Sie in zahlreichen kleinen Mitteilungen und in drei Bänden einer reich ausgestatteten Monographie eine erstaunliche Fülle von Arten kennen gelehrt, reizvoll nicht nur wegen der Formen des Parasitismus, sondern vor allem wegen der Ausbildung der Sexualorgane, deren Entwicklung und morphologische Beziehungen Sie mit sicherem Urteil schilderten.

Diese Selbständigkeit Ihres Urteils zeigte sich am glänzendsten in den drei Abhandlungen, die Sie seit dem Jahre 1892 den Myxobakterien gewidmet haben. Ihre Ansichten über Bakterien, die sich in Cysten bestimmter Form einhüllen und diese sogar auf besonderen Trägern emporheben, erschienen zuerst so unwahrscheinlich, daß man es nicht wagte, sie in ein Lehrbuch zu übernehmen. Erst die spätere Forschung hat Ihnen durchaus Recht gegeben.

Endlich haben Sie die Phycomycetenstudien, die Sie mit den Entomophthoreen begonnen hatten, auch auf andere Familien dieser Reihe ausgedehnt und im Laufe der Zeit sorgfältige Beobachtungen über seltene oder neue Formen vieler Gruppen von *Monoblepharis* bis zu den Mucorineen veröffentlicht.

Neben dieser rastlosen Tätigkeit als Forscher haben Sie auch als Lehrer anregend gewirkt. Ist doch eine der schönsten mykologischen Entdeckungen der letzten Jahrzehnte, die Feststellung der Sexualität bei den Mycelien der Mucorineen durch BLAKESLEE, in Ihrem Laboratorium gemacht worden.

Die Fülle der Entdeckungen, die Sie gemacht haben, hat Ihnen nicht erlaubt, alles in ausreichender Weise zu veröffentlichen. Die Gesellschaft faßt heute ihre Wünsche dahin zusammen, daß

ihrem Ehrenmitgliede ein langer heiterer und tätiger Lebensabend Gelegenheit geben möge, die Ergebnisse aller Arbeiten in vollkommener Form der Nachwelt zu übergeben.

Im Namen des Vorstandes
der Deutschen Botanischen Gesellschaft
(gez.) DIELS.

Das Antwortschreiben, durch das Herr R. THAXTER sich für den Glückwunsch der Gesellschaft bedankt, wird vom Vorsitzenden mitgeteilt, ebenso das Dankschreiben von Herrn F. PAX-Breslau für den Glückwunsch zu seinem 70. Geburtstag (s. Heft 7, S. 410).

Als neue Mitglieder werden vorgeschlagen:

Algera, L., cand. biol., in **Groningen** (Holland), J. Israelsstraat 85a (durch J. C. SCHOUTE und B. LEISERING),

Branscheidt, Dr. **Paul**, in **Würzburg**, Botanisches Institut der Universität (durch H. BURGEFF und U. WEBER),

Helwig, Dr. **Burghard**, in **Berlin-Zehlendorf-Mitte**, Riemeisterstraße 63 (durch E. GILG und P. N. SCHÜRHOFF),

Höll, Dr. **K.**, in **Berlin-Lichterfelde**, Moltkestraße 43 (durch R. KOLKWITZ und E. TIEGS),

Rudloff, Dr. **Friedrich**, z. Z. in **Berlin-Dahlem**, Institut für Vererbungsforschung (durch E. SCHIEMANN und E. STEIN),

Sebelin, Dr. **Chr.**, wissenschaftl. Hilfsarbeiter am Institut für angewandte Botanik in **Hamburg 36**, Bei den Kirchhöfen 14 (durch G. BREDEMANN und I. ESDORN),

Weber, Dr. **Friedrich**, Hilfsassistent am Pflanzenphysiologischen Institut in **München**, Menzingerstraße 13 (durch K. v. GOEBEL und M. HIRMER).

Zu ordentlichen Mitgliedern werden ernannt:

Boss, Dr. **Georg**, in **Wiesbaden-Biebrich**,

Eyster, Dr. **William H.**, Professor in **Lewisburg** (Pennsylvania U. S. A.),

Filzer, Dr. **Paul**, Assistent in **Tübingen**,

Honigmann, Dr. in **Magdeburg-Südost**,

Stephan, Dr. **Johannes**, Assistent an der Württembergischen Landesanstalt für Samenprüfung in **Hohenheim** bei Stuttgart,

Straib, Dr. **Wilhelm**, Assistent in **Braunschweig**.

Gemäß § 23 der Satzungen erfolgte in der Sitzung die Wahl des Berliner Vorstandes für das Jahr 1929. Die Wahl wurde durch Zettelabgabe vorgenommen, die abgegebenen Zettel wurden ausgezählt von den Herren B. SCHULZE und B. HELWIG. Die Wahl hatte folgendes Ergebnis:

Vorsitzender: Herr F. HERRIG,
1. Stellvertreter: Herr H. KNIEP,
2. Stellvertreter: Herr A. ZIMMERMANN,
1. Schriftführer: Herr B. LEISERING,
2. Schriftführer: Herr F. MARKGRAF,
3. Schriftführer: Herr A. TH. CZAJA,
Schatzmeister: Herr E. TIEGS.

Redaktionskommission: Außer dem Vorsitzenden und den Schriftführern die Herren A. ENGLER, C. CORRENS und G. HABERLANDT.

Kommission zur Vorbereitung der Wahlen und der Generalversammlung: Die Herren H. MIEHE, P. METZNER, L. DIELS, Frl. E. SCHIEMANN und Herr K. SNELL.

Berichtigung zu der Abhandlung von B. KUBART (Heft 6, S. 392).

Durch ein Versehen ist die im Manuskript als Abb. 3 bezeichnete Tabelle beim Druck weggelassen worden. Sie lautet folgendermaßen:

N
D ————————————————
C ————————————————
1 α 3 β 5 γ
B ————————————————
1 2 3 4 5 6
A ————————————————
S

Abb. 3.

Dementsprechend muß es auf S. 401 in der ersten Zeile heißen: Abb. **3** und nicht Abb. 2.

Um den Irrtum an Ort und Stelle berichtigen zu können, liegt diesem Heft ein Abdruck dieser Berichtigung auf besonderem Zettel bei, der auf S. 402 eingeklebt werden kann.

Mitteilungen.

55. Heinrich Walter: Die Bedeutung des Wassersättigungszustandes für die CO_2-Assimilation der Pflanzen.

(Vorläufige Mitteilung.)

(Mit 6 Abbildungen im Text.)

(Vortrag, gehalten auf der Generalversammlung in Bonn am 31. Mai 1928.)

Auf die Bedeutung des Wassersättigungszustandes oder der Plasmaquellung bei Pflanzen für den Ablauf der verschiedenen Lebensfunktionen, wie Wachstum, Atmung und Assimilation, hat Verf. vor drei Jahren in einer Zusammenfassung über „Den Wasserhaushalt der Pflanzen in quantitativer Betrachtung" (Freising-München 1925) hingewiesen. Was speziell die CO_2-Assimilation betrifft, so lagen damals nur die Arbeiten von ILJIN, BRILLIANT und DASTUR vor, die diese Frage noch nicht einwandfrei beantworteten. Die Untersuchung der Abhängigkeit der Assimilationsintensität von der Wassersättigung ist ja bei höheren Pflanzen besonders schwierig, weil es fast unmöglich ist, den Wassergehalt der Blätter bei der Lichteinwirkung während des Versuches konstant zu halten, und weil nur zu leicht Änderungen der Spaltöffnungen störend in Erscheinung treten können. Versuche bei geschlossenen Spalten oder mit künstlichen, durch Verwundung gebildeten Öffnungen geben aber nicht die natürlichen Verhältnisse wieder.

Deshalb wurde der Versuch unternommen, diese Frage auf einem anderen Wege zu klären. Als Versuchsobjekt diente *Helodea canadensis*, bei der diese Fehlerquellen wegfielen. Dafür mußten aber Änderungen des Wassersättigungszustandes hier durch Zusatz eines osmotisch wirksamen und nicht in die Zelle eindringenden Stoffes hervorgerufen werden. Als solcher kam Rohrzucker zur Verwendung.

Die Versuche wurden im Frühjahr 1927 in Lunz am See (Nieder-Österreich) ausgeführt. Die CO_2-Assimilation wurde durch Änderungen der Leitfähigkeit des bikarbonathaltigen Lunzer Wassers nach der bekannten RUTTNERschen Methode bestimmt. Die Assimilationsintensität ist dabei direkt proportional der Leitfähigkeitsabnahme, die Atmungsintensität der Leitfähigkeitszunahme.

Der Zusatz von Rohrzucker zum bikarbonathaltigen Lunzer Wasser bedingt eine gewisse Abnahme der anfänglichen Leitfähigkeit des Wassers. Um die Versuche in verschiedenen Rohrzuckerlösungen vergleichbar zu machen, wurde deshalb die Assimilationsintensität durch die prozentuale Änderung der Ausgangsleitfähigkeit ausgedrückt.

Für den Versuch wurden ERLENMEYER-Kölbchen mit 100 cm³ Lunzer Wasser, resp. Lösung verwandt. In jedes Kölbchen kamen 3 *Helodea*-Sprosse, die im Wasser unter diesen Bedingungen wochenlang vollkommen normal blieben. In einem Vorversuch wurde

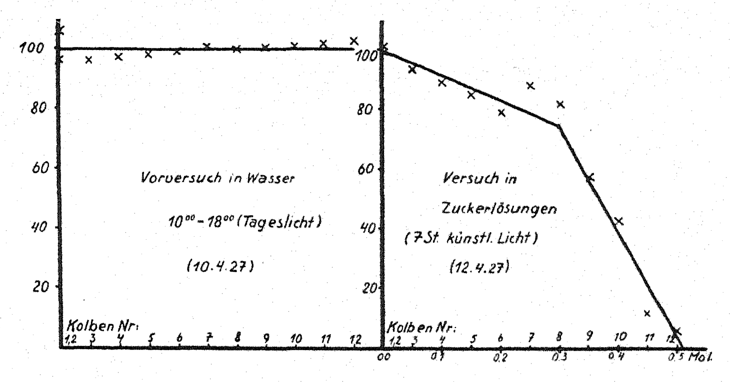


Abb. 1. Assimilationsversuch. Erklärungen s. im Text. Kolben Nr. 1 und 2 sind Wasserkontrollen.

zunächst die Assimilationsfähigkeit der einzelnen Sprosse geprüft. Zum Versuch in verschiedenen Zuckerlösungen nahm man dann diejenigen, die sich am gleichmäßigsten verhielten[1]).

Abb. 1 zeigt den Einfluß einer osmotisch wirksamen Lösung auf die CO_2-Assimilation. Die mittlere Assimilationsintensität der Kolben im Vorversuch wurde gleich 100 gesetzt. Bei den Versuchen in Zuckerlösung wurde sie dagegen relativ zu den Wasserkontrollen (Kolben Nr. 1 und 2) berechnet. Wir sehen, daß im Vorversuch im Wasser alle *Helodea*-Sprosse sich ziemlich gleich verhalten, die

---

1) Infolge des knappen, mir zur Verfügung stehenden Raumes kann diese Mitteilung nur in stark verkürzter Form erscheinen. Die ausführliche Arbeit wird im nächsten Jahre in der internationalen Zeitschrift „Protoplasma" veröffentlicht. Deshalb seien hier nur wenige typische Versuche angeführt. Auf ein Literaturverzeichnis und auf die Diskussion von strittigen Fragen muß aus demselben Grunde verzichtet werden.

Kurve ist eine horizontale Linie. Ersetzt man dagegen das reine Wasser durch Zuckerlösung steigender Konzentration bis 0,5 Mol, so sieht man, daß die Assimilation stark gehemmt wird, um bei 0,5 Mol fast auf Null zu sinken. Versuche mit künstlichem Licht und Tageslicht zeigten keine Unterschiede.

Anders verhält sich die Atmung (Abb. 2). Die Werte variieren im Vorversuch stärker. Nach Übertragung in Zuckerlösungen scheint eine gewisse, aber nur geringe Tendenz zur Abnahme der Atmungsintensität in den konzentrierten Zuckerlösungen vorhanden zu sein.

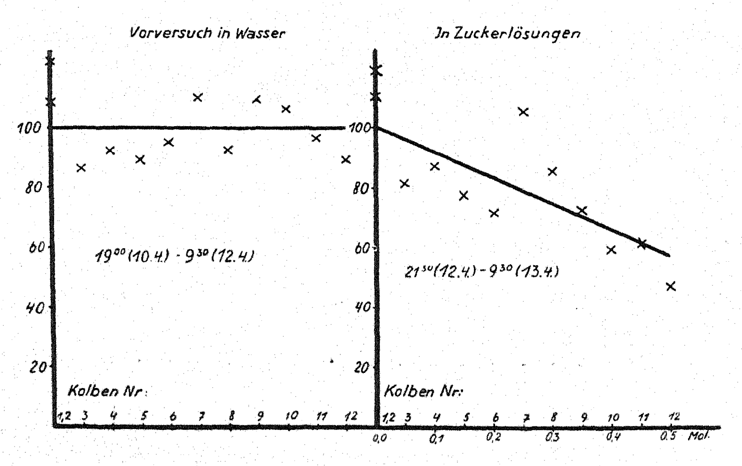


Abb. 2. Atmungsversuch. Die mittlere Atmungsintensität aller Sprosse im Vorversuch wurde gleich 100 gesetzt. Die mittleren Atmungswerte der beiden Wasserkontrollen (Kolben Nr. 1 und 2) sind im Vorversuch und im Versuch selbst gleich 115. Die relativen Werte aller anderen Kolben liegen bei Zuckereinwirkung tiefer als im Vorversuch.

Man wird sich unwillkürlich die Frage vorlegen, wie weit es sich hier um eine osmotische Wirkung oder um eine spezifische Wirkung des Zuckerzusatzes handelt. Die erstere ist viel wahrscheinlicher, da die Wirkung der Zuckerlösung stets sofort eintritt, Zucker dagegen bekanntlich nur außerordentlich langsam in die Zelle permeiert. Außerdem tritt anscheinend in Zuckerlösung nach einiger Zeit eine gewisse Erholung der Assimilationsfähigkeit ein. Für eine rein osmotische Wirkung spricht auch der Umstand, daß bei den Atmungsversuchen in Zucker keine Steigerung der Intensität festzustellen ist, was bei Eindringen des Zuckers in die Zelle sicherlich der Fall wäre.

Man sollte erwarten, daß nach Rückübertragung in Wasser die *Helodea*-Sprosse sich wieder ganz normal verhalten; aber dies ist keineswegs der Fall.

Abb. 3 zeigt die CO_2-Assimilation in Zuckerlösungen. In Übereinstimmung mit dem ersten Versuch sehen wir auch hier einen raschen Abfall der Assimilationsintensität mit steigendem osmotischen Wert der Außenlösung. In einer 0,5—0,7-Mol-Rohrzuckerlösung findet keine Assimilation mehr statt, bei noch höheren Konzentrationen nimmt die Leitfähigkeit sogar zu, d. h. es wird sogar CO_2 ausgeschieden. Überträgt man nun die Sprosse wieder in reines

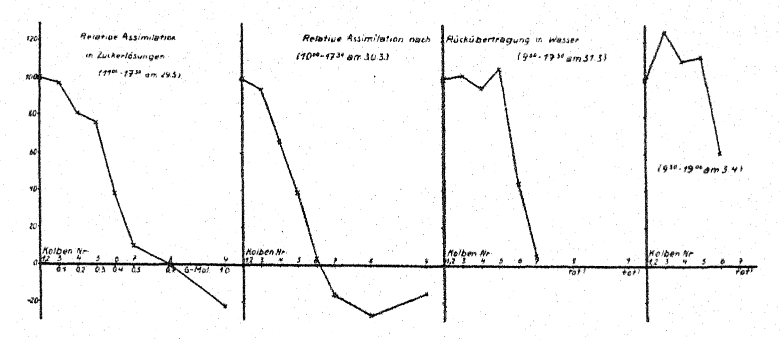


Abb. 3. Assimilationsversuch bei Einwirkung von Zucker und nach daraufFolgender Rückübertragung in Wasser. Der Vorversuch ist weggelassen. Die individuellen Abweichungen der Kolben sind bei der Berechnung berücksichtigt und als konstant während der ganzen Versuchsdauer angenommen.

Wasser, so ändert sich ihre Assimilationsfähigkeit nicht wesentlich, sie sinkt höchstens noch etwas. Dieses Verhalten sehen wir nicht nur bei den Sprossen, die vorher plasmolysiert waren (Grenzplasmolyse zwischen 0,3—0,4 Mol Rohrzucker), sondern in geringem Maße selbst bei den Sprossen, die sich vorher nur in einer 0,1—0,3-Mol-Lösung befanden. Erst nach Tagen tritt eine Erholung ein. Sie ist eine vollständige bei Sprossen, die nur geringeren Konzentrationen ausgesetzt waren, während die Sprosse, die sich längere Zeit in 0,5-Mol- und höheren Rohrzuckerlösungen befanden, nach der Deplasmolyse meist am zweiten oder dritten Tage abstarben. Die Atmung wurde auch in diesem Versuche weniger beeinflußt.

Abb. 4 gibt denselben Versuch in etwas anschaulicherer Weise wieder. Die Assimilationsintensität der Sprosse eines jeden Kölbchens im Vorversuch wurde gleich 100 gesetzt. Für jedes Kölbchen

(Nr. 3—6) wurde eine eigene Kurve gezeichnet. Die Punkte dieser Kurve geben die Assimilationsintensität wieder: 1. in Zuckerlösung nach 4 Stunden, 2. dasselbe nach 8 Stunden, 3. nach Rückübertragung in Wasser am ersten Tag, 4. am zweiten, 5. am dritten und 6. am fünften Tage.

Wir sehen, daß nach Übertragung in Zuckerlösung die Assimilationsfähigkeit stark sinkt und um so stärker, je osmotisch

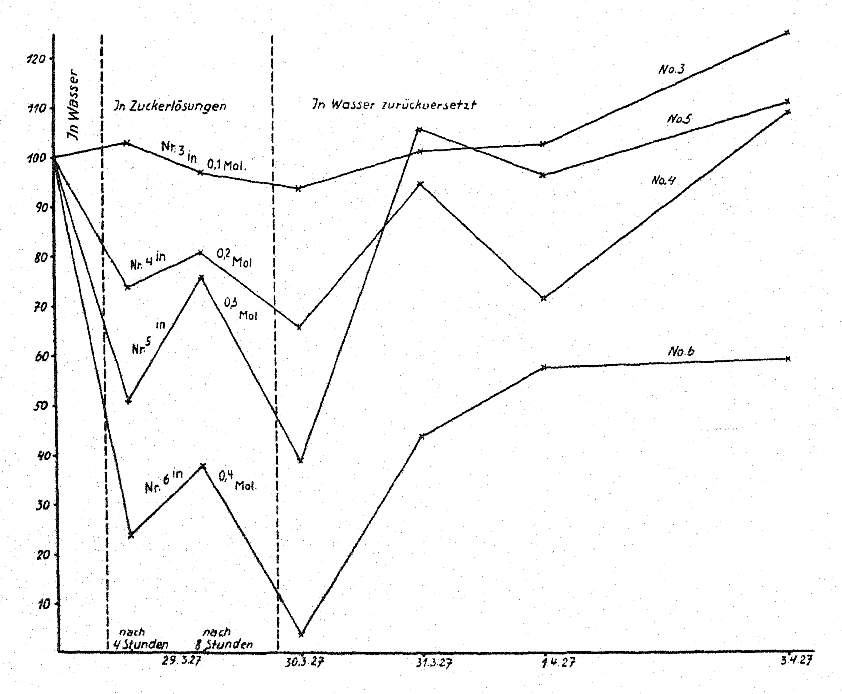


Abb. 4. Derselbe Assimilationsversuch wie in Abb. 3 in anderer Darstellung. Eingetragen sind nur die relativen Assimilationswerte von Kolben Nr. 3—6, wobei ihre Assimilationsintensität im Vorversuch gleich 100 gesetzt wurde (weitere Erklärungen s. im Text).

wirksamer die Lösung ist (nur in 0,1 Mol ist keine Wirkung festzustellen), dann tritt, wie es scheint, eine gewisse Erholung ein. Nach Rückübertragung in reines Wasser sinkt aber erneut die Assimilationsfähigkeit noch stärker, um sich nur allmählich im Laufe der nächsten fünf Tage zu erholen.

Wir können daraus schließen, daß jede Änderung im osmotischen Gleichgewicht der Zelle, also auch jede plötzliche Änderung des Plasmaquellungszustandes, auf die Assimilationsfähigkeit der

Zelle einen starken schädigenden Einfluß ausübt. Die gewonnenen Resultate wurden durch weitere Versuche bestätigt.

Es galt nun die Frage zu entscheiden: Kommt die Assimilationshemmung durch den Wasserentzug aus dem Plasma zustande, ist also die Plasmaentquellung das wesentliche oder die mechanische Deformation, die bei der Plasmolyse in höheren Konzentrationen

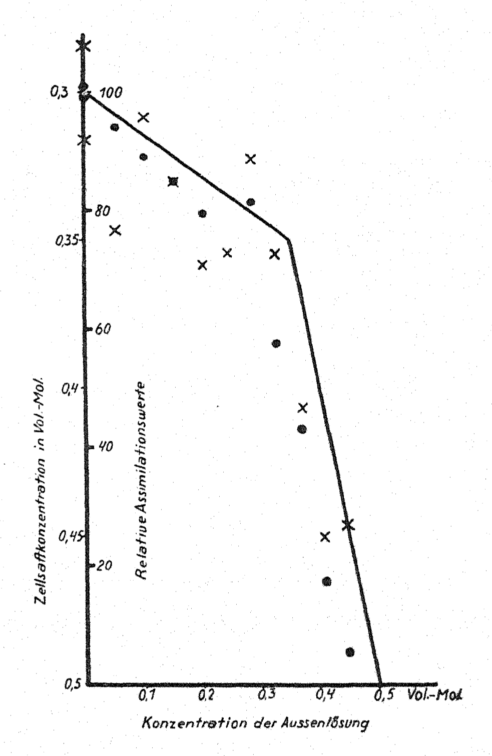


Abb. 5. Abhängigkeit der Zellsaftkonzentration von der Konzentration der Außenlösung (Kurve). Grenzplasmolyse ist bei 0,35 Mol angenommen. Daneben die relativen Assimilationswerte aus Versuch 6 (×) und Versuch 7 (●) bei verschiedener Konzentration der Zuckerlösungen (weitere Erklärungen s. im Text).

eintritt? In den meisten Versuchen zeigte sich der stärkste Abfall der Assimilationskurve bei der grenzplasmolytischen Konzentration zwischen 0,3 und 0,5 Mol. Auch die schädliche Wirkung der Deplasmolyse machte sich namentlich bei höheren Konzentrationen bemerkbar.

Aus diesem Knick in der Assimilationskurve in der Nähe der grenzplasmolytischen Konzentration darf man aber noch nicht

schließen, daß er durch die eintretende Ablösung des Plasmas von der Membran bedingt wird. Vielmehr läßt sich der Knick auch noch auf andere Weise erklären. Die Zellsaftkonzentration und infolgedessen auch die Plasmaentquellung wächst nicht proportional mit der Konzentration der Außenlösung. Eine Erhöhung der letzteren macht anfangs nicht so viel aus als nach beginnender Plasmolyse. Wir wollen dies an einem Beispiel erläutern. Nehmen wir an, daß der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse etwa **0,35** Mol beträgt. Der osmotische Wert im normalen Zustande ist natürlich geringer. Nehmen wir an, er betrüge **0,30** Mol, wobei wir die Volumvergrößerung bei vollem Turgordruck, also gleich **16½** % setzen. Stellen wir dann die Zellsaftkonzentrationen in Abhängigkeit von der Konzentration der Außenlösung graphisch dar, so erhalten wir folgende Kurve (Abb. 5).

Wir sehen, daß diese Kurve genau denselben Verlauf wie die Assimilationskurve zeigt, was besonders klar hervortritt, wenn wir die Assimilationsintensität in verschiedenen Zuckerlösungen von zwei Versuchen dazu eintragen. Wir können daraus schließen, daß die Assimilationsintensität proportional der Zellsaftkonzentrationserhöhung und infolgedessen auch proportional der Plasmaentquellung abnimmt.

Der letzte Versuch, der hier angeführt sei, zeigt schließlich die Wirkung einer kurz vorübergehenden Plasmolyse auf die Assimilationsintensität. Es wurden 4 Gruppen zu je 4 Kölbchen mit *Helodea*-Sprossen verwandt. Von diesen wurde die erste Gruppe nicht plasmolysiert, die zweite kam 15 Min., die dritte 30 Min. und die vierte 45 Min. in eine 0,5-Mol-Rohrzuckerlösung. Alle wurden darauf wieder in frisches Wasser übertragen und an den zwei folgenden und an dem fünften Tag untersucht. Die Ergebnisse sind auf Abb. 6 graphisch dargestellt, wobei von jeder Gruppe nur die Mittelwerte eingezeichnet wurden, da die individuellen Abweichungen nur unwesentlich waren.

Obgleich die Plasmolyse bei diesem Versuch nur eine kurz vorübergehende war, so wird doch die Assimilationsintensität auf 30—40 % herabgesetzt. Ein deutlicher Unterschied zwischen der Einwirkungsdauer von 15, 30 und 45 Min. läßt sich nicht feststellen. Auch hier reagiert die Atmung lange nicht so scharf, obgleich sie auch etwas, auf etwa 80 %, herabgesetzt zu werden scheint. Verfolgt man die Assimilationstätigkeit an den nächsten Tagen, so läßt sich eine deutliche Erholung feststellen, aber selbst nach fünf Tagen ist die Plasmolysewirkung noch nicht völlig abgeklungen.

Dieser Versuch zeigt deutlich, daß die Plasmaentquellung und Plasmaquellung keine ganz reversiblen Vorgänge sind. Wie fast bei allen Quellungsvorgängen, so verbleibt auch hier eine gewisse Nachwirkung, die nur langsam abklingt. Dieser Versuch ist m. E. auch der beste Beweis, daß die Wirkung auf die Assimilationsintensität durch eine Änderung des Wassersättigungszustandes bedingt wird und keine direkte chemische Wirkung des Zuckerzusatzes ist. Denn es ist nicht denkbar, daß die *Helodea*-Sprosse in 15 Min. so viel Zucker aufnehmen, daß selbst nach fünf Tagen sich noch eine Nachwirkung bemerkbar macht.

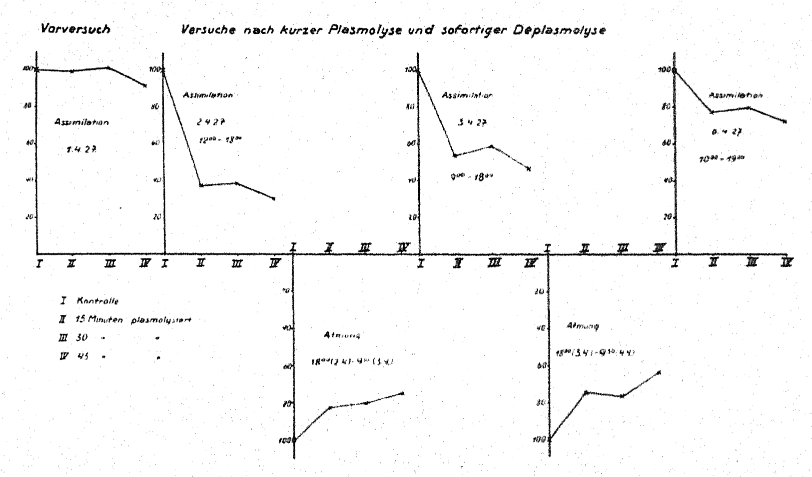


Abb. 6. Wirkung einer kurz vorübergehenden Plasmolyse auf die Assimilations- und Atmungsintensität. Die Assimilation und Atmung der Wasserkontrollen ist in allen Versuchen gleich 100 gesetzt. Für jeden Assimilationsversuch wird frisches Wasser genommen. Die Plasmolyse und Deplasmolyse wurde am 2. 4. 1927, morgens, ausgeführt. Ein Vorversuch zur Kontrolle der Atmungsintensität fehlt.

Wir sehen also, daß jede Plasmolyse und Deplasmolyse für die Zellen eine schwere Schädigung bedeutet. Wenn die deplasmolysierten Zellen unter dem Mikroskop auch vielleicht völlig normal aussehen, so darf man daraus doch nicht schließen, daß sie völlig normal sind. Von allen Lebensfunktionen scheint die Assimilation am empfindlichsten gegen beliebige Einwirkungen zu sein. Die Prüfung der Assimilationsintensität wird deshalb vielleicht das beste Kriterium zur Beurteilung des Vitalitätszustandes, in dem sich die Pflanze befindet, sein.

KARZELL glaubt, daß in den meisten Fällen eine vorübergehende Plasmolyse mit der Zeit immer zum Tode führt. Diese Erscheinung wird häufig sicher durch eine so starke Schädigung der Assimilationstätigkeit bedingt, daß keine vollständige Erholung mehr eintritt. Die Pflanze muß dann verhungern.

Jedoch scheint es, daß nicht die Plasmolyse als solche die Schädigung hervorruft, sondern daß auch der Plasmolysegrad und die Plasmolysedauer eine Rolle spielen. Im letzten Versuch trat eine vollständige Erholung ein, selbst bei Sprossen, die 45 Min. plasmolysiert waren. Bei allen anderen Versuchen, bei denen die Sprosse einen oder mehrere Tage in 0,5-Mol-Rohrzuckerlösung verblieben, gelang es nicht, sie am Leben zu erhalten. Das Absterben trat stets nach der Deplasmolyse ein, selbst wenn diese äußerst langsam im Laufe von drei Tagen vorgenommen wurde. Dagegen erholten sich Sprosse, die in 0,4-Mol-Rohrzuckerlösung ebenfalls deutliche Plasmolyse zeigten, bei sonst gleichartiger Behandlung nach der Deplasmolyse wieder vollständig. Auch hier wird man also dem Wasserentzug aus dem Plasma und nicht der Ablösung von der Wand die Hauptrolle für die Schädigung zuschreiben.

Helodea canadensis — eine Wasserpflanze —, die normalerweise wohl kaum je einer starken Plasmaentquellung ausgesetzt ist, wird auch gegen künstlichen Wasserentzug besonders empfindlich sein. Die Grenze des Erträglichen liegt hier bei einer Plasmaentquellung, die etwa der Saugkraft einer 0,5-Mol-Rohrzuckerlösung oder 12,75 Atm. entspricht. Die Saugkraft des Zellinhaltes im normalen Zustand beträgt dagegen etwa 7—10 Atm.

Landpflanzen, die ständig sehr viel höheren Wassergehaltsschwankungen ausgesetzt sind, und die auch im normalen Zustand gewöhnlich höhere osmotische Werte aufweisen, werden natürlich gegen eine partielle Plasmaentquellung viel widerstandsfähiger sein. Es wäre interessant festzustellen, wie bei ihnen, speziell den Hygrophyten und Xerophyten, die Assimilationsfähigkeit vom Wassersättigungszustand abhängt. Die bisherigen Untersuchungen von ILJIN scheinen anzudeuten, daß auch bei diesen Pflanzen die Verhältnisse prinzipiell nicht anders liegen; doch wären weitere genauere Untersuchungen sehr erwünscht.

In diesem Zusammenhang sei noch auf die interessanten Untersuchungen von STOCKER an Flechten und von MEYER und PLANTEFOL an *Hypnum triquetrum* hingewiesen. Obgleich sie mit anders gearteten Versuchsobjekten, die auch völlige Austrocknung vertragen, und mit einer anderen Versuchsmethodik arbeiteten, so

stimmen ihre Ergebnisse ganz mit den unserigen überein, nur sind die absoluten Grenzwerte für die Assimilation und die Atmung andere.

Alle diese Befunde machen es deshalb sehr wahrscheinlich, daß die Verhältnisse bei *Helodea* kein Einzelfall sind, sondern daß ihnen eine allgemeinere Bedeutung zukommt, d. h. daß ganz allgemein die Assimilationsintensität bei Plasmaentquellung rasch abnimmt, rascher als die Atmungsintensität, und daß eine vorübergehende Plasmaentquellung stets eine gewisse Nachwirkung zeigt. Im einzelnen in bezug auf die Größe der Ausschläge und in bezug auf die Grenzwerte werden bei den verschiedenen ökologischen Typen sicher große Unterschiede vorhanden sein. Nur weitere Untersuchungen können in dieser Hinsicht Aufklärung bringen.

---

56. Heinrich Walter: Über die Preßsaftgewinnung für kryoskopische Messungen des osmotischen Wertes bei Pflanzen.

(Vorläufige Mitteilung.)

(Mit 4 Abbildungen im Text.)

(Vortrag, gehalten auf der Generalversammlung in Bonn am 1. Juni 1928.)

Für die vergleichend ökologische Untersuchung des osmotischen Wertes bei verschiedenen Pflanzen stehen uns zwei Methoden zur Verfügung — die plasmolytische und die kryoskopische. Jede Methode hat ihre Vorzüge, jede hat auch ihre Nachteile.

Die Untersuchungen, die zur Klärung des Xerophytenproblems beitragen sollten, wurden mit der plasmolytischen Methode begonnen. Es stellte sich jedoch sehr bald heraus, daß diese Methode nicht genügt, sobald es sich darum handelt, Vergleichswerte bei möglichst verschiedenen und möglichst zahlreichen Pflanzenarten zu erhalten.

Die plasmolytische Methode gibt ja nur den osmotischen Wert der einzelnen Zelle oder einzelner Gewebe wieder. Auch dieser Wert gilt nur für die Verhältnisse bei Grenzplasmolyse, nicht aber unter normalen Bedingungen.

Bei geeigneten Objekten kann diese Methode vorzügliches leisten und exakte Resultate ergeben. Bei ungeeigneten dagegen sind die Werte, die man erhält, ungenau und subjektiv. Zudem muß man sich in der Auswahl der zu untersuchenden Gewebe

ganz nach den Objekten richten. Meistens werden die Epidermiszellen bevorzugt; bei Pflanzen mit derben, dicken Blättern erweist sich aber die Epidermis als unbrauchbar. Geeigneter sind dann die Palisaden oder Schwammparenchymzellen. An verschiedenen Geweben gewonnene Werte sind aber völlig unvergleichbar[1]).

Aus diesem Grunde schien es wünschenswert zu sein, die Untersuchung von Preßsäften mit der kryoskopischen Methode aufzunehmen. Diese Methode ist ja in England und Amerika viel angewandt worden; in Kontinentaleuropa wird sie aber zum größten Teil und, wie wir sehen werden, nicht ganz zu Unrecht abgelehnt.

Die Vorteile der kryoskopischen Methode gegenüber der plasmolytischen bestehen darin, daß man Mittelwerte der Zellsaftkonzentration für ganze Organe oder sogar ganze Pflanzen erhält, die sich viel besser vergleichen lassen. Außerdem bestimmen wir die Zellsaftkonzentration im normalen Zustande und nicht bei Grenzplasmolyse. Die Genauigkeit der kryoskopischen Messung selbst ist eine sehr große. Bei Anwendung des Mikrokryoskops nach BURIAN und DRUCKER genügen schon 1,5 ccm Preßsaft. Die zum Auspressen notwendige Pflanzenmasse beträgt etwa 10—15 g, ist also leicht zu erhalten.

Die Nachteile der kryoskopischen Methode bestehen hauptsächlich darin, daß man nicht weiß, ob der gewonnene Preßsaft tatsächlich die wirkliche Zellsaftkonzentration wiedergibt, die in den lebenden Zellen vorhanden ist. Es fällt nicht schwer, sich verschiedene Möglichkeiten auszudenken, die eine chemische Veränderung des Preßsaftes beim Auspressen bedingen könnten. Es sind auch derartige Bedenken zur Genüge geäußert worden. Aber mit solchen theoretischen Erwägungen der Möglichkeiten läßt sich nichts anfangen. Entscheiden kann hier allein der Versuch.

Daß der tote Preßsaft nicht genau dem Zellsaft in den lebenden Zellen entsprechen wird, ist klar. Aber es fragt sich, sind die Veränderungen der Konzentration beim Auspressen so groß, daß sie praktisch ins Gewicht fallen? Wenn die Hauptmasse der im Zellsaft gelösten Stoffe auf die Zuckerarten, organischen Säuren und Salze der Alkalien entfällt, so ist nicht einzusehen, weshalb ein Abpressen grundlegende Veränderungen hervorrufen sollte.

Jedenfalls galt es, bevor man die kryoskopische Methode für vergleichend-ökologische Untersuchungen benützte, zunächst die

1) BLAGOWESTSCHENSKI, der bisher nur mit der plasmolytischen Methode arbeitete, kommt in seiner letzten Arbeit (Jahrb. f. wiss. Bot. 69, 191, 1928) zu dem Resultat, daß auf diese Werte kein Verlaß ist. Meistens sind sie alle viel zu hoch.

Methode selbst genau nachzuprüfen und weiter auszubauen. Das Hauptgewicht mußte dabei auf die Gewinnung des Preßsaftes gelegt werden.

Die Ansicht ist sehr verbreitet, daß man aus nicht verholzten Pflanzenorganen durch einen stärkeren Druck, sagen wir von 100 oder 200—300 Atm., praktisch allen Zellsaft abpressen kann. Auch DIXON hat bei seinen Untersuchungen anfangs lebende Pflanzenteile einem stärkeren Druck ausgesetzt, und erst nachträglich merkte er, daß man auf diese Weise zu ganz falschen Resultaten gelangt.

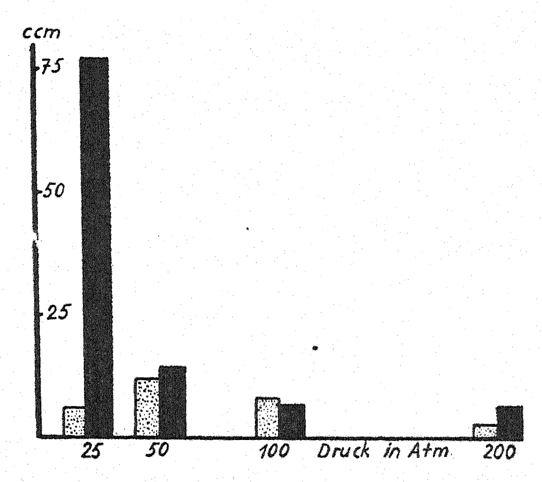


Abb. 1. Versuch mit *Helianthus annuus*-Blättern. Die Preßsaftmenge der einzelnen Fraktionen bei 25—30 Atm., 50—60 Atm., 100—120 Atm. und 200 Atm. Punktiert — Probe I, lebend ausgepreßt. Schwarz — Probe II, vor dem Pressen bei 100° C abgetötet.

Es ist erstaunlich, wie verschieden in dieser Hinsicht sich totes und lebendes Gewebe verhält, wie außerordentlich schwer es ist, aus lebendem Gewebe, selbst bei nicht besonders harten Blättern, Preßsaft zu gewinnen.

Ein Versuch mit *Helianthus annuus*-Blättern soll dies zeigen. Die Blätter wurden von Pflanzen gesammelt, die auf einem Beete im Botanischen Garten von Heidelberg standen. Alle Blätter wurden halbiert, wobei die Mittelrippe ausgeschnitten wurde. Probe I aus den einen Hälften wog **188 g** und wurde lebend ausgepreßt, Probe II aus den entsprechenden anderen Hälften wog **182 g**; sie wurde ins Preßtuch eingewickelt und in ein Zylinderglas gebracht. Dieses wurde im verschlossenen Zustande 15 Minuten in einem

siedenden Wasserbade gehalten. Dann wurde die Probe herausgenommen und ausgepreßt. Der Druck beim Pressen wurde in beiden Fällen allmählich gesteigert. Die einzelnen Preßsaftfraktionen wurden bei 25—30 Atm., bei 50—60 Atm., 100—120 Atm. und 200—250 Atm. aufgefangen, gemessen und die Zellsaftkonzentration kryoskopisch bestimmt. Benutzt wurde eine hydraulische BUCHNER-Presse. Die Resultate sind auf Abb. 1 graphisch

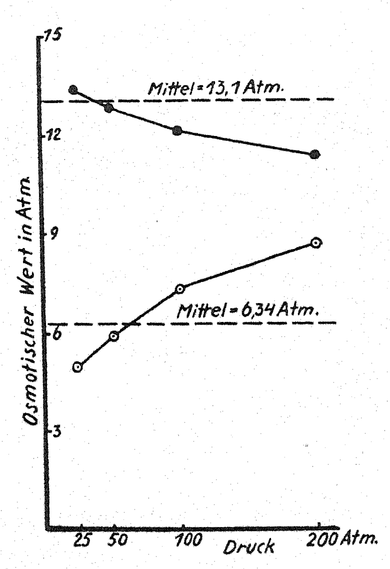


Abb. 2. Osmotischer Wert in Atm. der einzelnen Preßsaftfraktionen (Versuch mit *Helianthus annuus*-Blättern, vgl. Abb. 1). Helle Kreise — Probe I (lebend gepreßt), Mittelwert des gesamten Preßsaftes = 6,34 Atm. Schwarze Punkte — Probe II (bei 100 ° C abgetötet), Mittelwert des gesamten Preßsaftes = 13,1 Atm.

dargestellt. Insgesamt erhielt man im ersten Falle beim Auspressen von lebendem Gewebe **29 ccm** Preßsaft, während aus den anderen Blatthälften, die sogar 6 g weniger wogen, **104,5 ccm** gewonnen wurden.

Noch merkwürdiger waren aber die Ergebnisse der kryoskopischen Bestimmung des osmotischen Wertes der einzelnen Fraktionen (Abb. 2). Alle Werte bei dem aus lebendem Gewebe erhaltenen Preßsaft liegen unter den Werten des Preßsaftes aus abgetötetem Gewebe. Denken wir uns alle Fraktionen zusammengegossen, und bestimmen wir dann den osmotischen Wert, so erhalten wir für Probe I **6,34** Atm., für Probe II dagegen **13,10** Atm.,

d. h.: obgleich wir aus dem abgetöteten Gewebe die 3½fache Menge Preßsaft erhielten, so ist trotzdem die Konzentration dieses Preßsaftes mehr als doppelt so hoch. Mit anderen Worten, aus lebendem Gewebe erhalten wir, selbst bei Anwendung von Drucken wie 250 Atm., noch nicht $^1/_7$ der gelösten Stoffe.

Wir müssen uns noch den Verlauf der beiden Kurven ansehen. Die Kurve des Preßsaftes aus lebendem Gewebe steigt mit Druckerhöhung an, d. h. zunächst erhalten wir sehr wäßrigen Preßsaft, bei Anwendung von höheren Drucken wird er konzentrierter. Wir können uns diese Verhältnisse vielleicht folgendermaßen erklären: Der Zellsaft ist bei einer lebenden Zelle in der Vakuole enthalten. Pressen wir nun das Gewebe zusammen, so wird die Zelle deformiert, wobei das Volumen der Vakuole sich verringern muß. Zellsaft wird herausgepreßt. Da die Vakuole von semipermeablem Plasma umgeben ist, so geht nur Wasser heraus, und die gelösten Stoffe werden in der Vakuole zurückgehalten. Theoretisch müßten wir reines Wasser abpressen, praktisch werden immer eine Reihe Zellen beim Pressen zerrissen, und dann strömt der gesamte Zellsaft heraus. Je höher der Druck ist, desto mehr Zellen werden zerrissen, desto mehr wird sich die Konzentration des Preßsaftes der Zellsaftkonzentration nähern. Deshalb ist auch der Preßsaft hier ganz trübe und meistens durch Chlorophyllkörner grün gefärbt, während aus abgetötetem Gewebe der Preßsaft klar ist und nicht grün. Ganz anders verläuft die Kurve des Preßsaftes aus totem Gewebe. Je höheren Druck wir anwenden, desto wäßriger wird der Preßsaft. Im ersten Augenblick scheint es erstaunlich, aber bei näherer Überlegung sieht man, daß es tatsächlich so sein muß. Durch das Abtöten wird die Semipermeabilität des Plasmas und die Turgeszenz der Gewebe aufgehoben; der gesamte Zellsaft läßt sich schon beim geringsten Druck leicht abpressen. Daher die große Menge Preßsaft bei der ersten Fraktion. Es verbleibt aber noch ein Rest des Wassers als Quellungswasser in den Membranen und den anderen Kolloiden. Dieses Wasser wird bei höheren Drucken abgepreßt und vermischt sich mit den Resten des Zellsaftes. Im Quellungswasser dürften aber weniger Stoffe gelöst sein als in der umgebenden Lösung, infolgedessen muß die Konzentration der nächsten Fraktionen sinken.

Ebenso verhielten sich die Blätter von *Aucuba japonica* (Abb. 3 und 4).

Es fragt sich nun: woher stammt die große Preßsaftmenge aus abgetötetem Gewebe? Ist es Zellsaft, oder wird das Wasser

erst durch die Koagulation des Plasmas in Freiheit gesetzt, und ist es im lebenden Gewebe an die Kolloide gebunden? Die zweite Deutung scheint von vornherein sehr unwahrscheinlich zu sein. Das Plasma nimmt in ausgewachsenen Blättern nur einen so geringen Volumteil der gesamten Zellmasse ein, daß aus ihm nicht das $2\frac{1}{2}$fache der gesamten Zellsaftmenge an Wasser frei werden kann.

Eine weitere wichtige Frage ist: welcher osmotische Wert ist der richtigere? Kommt vielleicht die hohe Konzentration des Preßsaftes aus abgetötetem Gewebe durch Hydrolyse beim Erhitzen zustande?

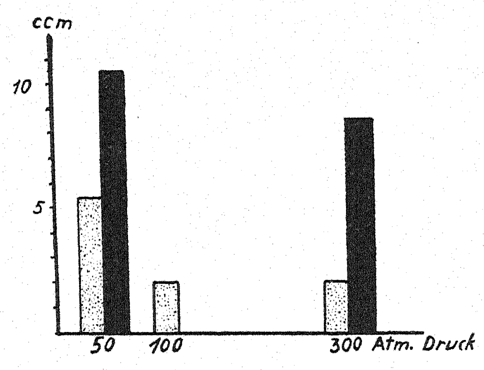


Abb. 3. Versuch mit *Aucuba japonica*-Blättern. 94 g Blätter wurden lebend ausgepreßt unter einem Druck von 50 Atm., der dann auf 100 und schließlich auf 300 Atm. gesteigert wurde. Punktiert — Preßsaftmenge der einzelnen Fraktionen. Schwarz — Preßsaftmenge der einzelnen Fraktionen (unter 50 und 300 Atm. Druck) einer Parallelprobe, die 82 g wog und vor dem Auspressen bei 100° C abgetötet wurde.

Zunächst sollte noch festgestellt werden, ob aus dem Preßkuchen des lebenden Gewebes durch nachträgliches Abtöten noch die fehlenden Mengen an Preßsaft und gelösten Stoffen erhalten werden können.

Es wurden wieder *Helianthus*-Blätter genommen. Probe I wog **102 g**, sie wurde auf 100° C erhitzt und unter 200 Atm. Druck abgepreßt. Man erhielt **36 ccm** Preßsaft, der einen osmotischen Wert gleich **9,8** Atm. aufwies. Probe II wog **104 g** und wurde lebend unter einem Druck von 200—250 Atm. abgepreßt. Man erhielt nur **13 ccm** Preßsaft. Der osmotische Wert betrug **2,9** Atm., war also mehr als 3mal geringer. Darauf wurde der Preßkuchen auf 100° C erhitzt und nochmals ausgepreßt. Man erhielt jetzt

mit Leichtigkeit weitere **32,5 ccm** Preßsaft, dessen osmotischer Wert **12,7** Atm. betrug. Denkt man sich diese beiden Fraktionen zusammengegossen, so erhält man einen Mittelwert von **9,9** Atm., was aufs beste mit dem ersten Wert übereinstimmt.

Schon diese Übereinstimmung schien dafür zu sprechen, daß wir es bei dem höheren Wert nicht mit abnormen Verhältnissen zu tun haben. Klarheit in die Frage konnten jedoch nur vergleichende Abtötungsversuche bringen. Zu diesem Zwecke wurde das Abtöten durch hohe Temperatur und durch extrem niedrige

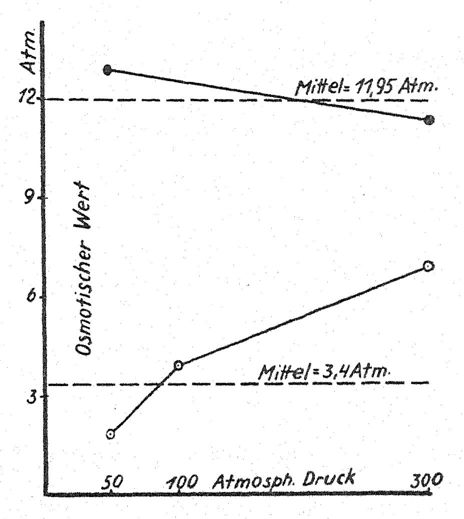


Abb. 4. Osmotischer Wert in Atm. der einzelnen Preßsaftfraktionen (Versuch mit *Aucuba japonica*-Blättern, vgl. Abb. 3). Helle Kreise — lebend gepreßt (Mittelwert 3,4 Atm.), Schwarze Punkte — bei 100 ° C abgetötet (Mittelwert 11,95 Atm.).

Temperatur vorgenommen, indem man die Blätter vor dem Abpressen in flüssigen Stickstoff tauchte. Letzterer wurde von der I. G. Farbenindustrie in Ludwigshafen freundlichst zur Verfügung gestellt, wofür hier nochmals wärmstens gedankt sei.

Wenn die höhere Konzentration des Preßsaftes aus durch Erhitzen auf 100 ° C abgetötetem Gewebe durch die Hydrolyse leicht zersetzbarer Verbindungen bedingt wird, so muß man erwarten, daß beim Abtöten mit flüssigem Stickstoff Werte erhalten werden, die denen des Preßsaftes aus lebendem Gewebe gleichkommen. Denn bei der äußerst tiefen Temperatur von — 195,7 ° C können sicherlich keine nennenswerten chemischen Umsetzungen stattfinden.

Dies ist nun keineswegs der Fall, vielmehr liegen die Unterschiede zwischen den Werten bei Verwendung von flüssigem Stickstoff und beim Erhitzen auf 100 ° C immer innerhalb der Versuchsfehler, während die Werte des Preßsaftes aus lebendem Gewebe stets viel kleiner sind.

Nur bei Pflanzen mit Wassergewebe, wie *Aloë* oder *Rhoeo discolor*, und merkwürdigerweise auch bei *Taxus*, zeigte der osmotische Wert des Preßsaftes aus lebendem und abgetötetem Gewebe keine nennenswerten Unterschiede.

	Osmotischer Wert in Atm.		
	Lebend gepreßt	Auf 100 ° C erhitzt	In flüssigen Stickstoff getaucht
Aloë	5,71	5,33	5,06
Rhoeo	6,48	6,87	6,58
Taxus	18,46	18,38	18,40

Aber das sind nur Ausnahmen. Daß selbst die Unterschiede zwischen abgetötetem und lebendem Gewebe bei sehr weichen Blättern schon erheblich sein können, zeigt das Verhalten von ganz zarten, im Gewächshaus ausgetriebenen Blättern von *Vitis vinifera* und *Parietaria*. In beiden Fällen lag der Wert des Preßsaftes aus lebendem Gewebe viel tiefer als die beiden anderen Werte, die gute Übereinstimmung aufwiesen.

Es bedeutet im folgenden bei den osmotischen Werten: L = lebend gepreßt, H = vor dem Pressen auf 100 ° C erhitzt und K = in flüssigen Stickstoff getaucht. Es wurden für *Vitis* folgende Werte gefunden: L = 7,47, H = 10,48, K = 10,00 Atm.; desgleichen für *Parietaria:* L = 7,47, H = 10,61 und K = 11,25 Atm.

Noch auffallender ist der Unterschied bei derben Blättern, z. B. von *Buxus sempervirens*. Hier betrug: L = 7,16, H = 25,64 und 25,49, K = 25,95 und 26,74. Würde man bei diesen drei Pflanzen die Preßsäfte aus lebendem Gewebe vergleichen, so käme man zu dem Resultat, daß *Buxus* den niedrigsten osmotischen Wert aufweist, während er tatsächlich mehr als doppelt so hoch ist.

Auch bei *Aucuba japonica* spielt die Abtötungsart keine Rolle. Es wurden 6 Proben von einem Strauch genommen. Von diesen wurden 3 auf 100 ° C erhitzt, sie ergaben einen Preßsaft, der einen osmotischen Wert von 21,28, 20,50 und 21,08 Atm. (Mittel = 20,96) aufwies. Die drei anderen Proben wurden in flüssigen Stickstoff getaucht und dann ausgepreßt. Der osmotische Wert betrug 21,94, 22,00 und 19,97 Atm. (Mittel = 21,30).

Durch einen relativ sehr niedrigen osmotischen Wert zeichnet sich *Ficus elastica* aus. Es wurden drei aufeinanderfolgende Blätter einer Topfpflanze genommen. Das eine Blatt ergab L = 6,04 Atm. Das nächste Blatt wurde halbiert und ergab H = 9,73 und 9,68 Atm., das dritte halbierte zeigte schließlich K = 9,90 und 9,67 Atm.

Sammelt man ganze kleinere Pflanzen an ihrem natürlichen Standort im Freien ein, so ergeben sich natürlich größere individuelle Abweichungen, aber ein deutlicher Einfluß der Abtötungsart läßt sich nicht feststellen. So ergaben einige Dünenpflanzen:

Thymus serpyllum H = 12,03 und 12,56 Atm., K = 10,23 und 13,02 Atm.,

Allyssum montanum H = 14,00 und 14,84 Atm., K = 14,10 und 12,64 Atm.,

Pirola umbellata H = 21,09 Atm., K = 19,86 Atm.

Diese Beispiele dürften hier genügen, und wir wollen zum Schluß nur noch auf einen Fall aufmerksam machen, wo es tatsächlich beim Erhitzen zu einer Hydrolyse von leicht zersetzbaren Glykosiden zu kommen scheint, wodurch wir einen zu hohen osmotischen Wert erhalten. Es handelt sich um *Prunus laurocerasus*, in dessen Blättern namentlich in den Wintermonaten das Prunulaurasin gespeichert wird.

Um möglichst gleichförmige Proben zu erhalten, wurden alle Blätter halbiert und die Mittelrippen ausgeschnitten. Je 10—15 Blätter ergaben auf diese Weise zwei gleiche Parallelproben. Die zwei ersten Proben ergaben L = 6,06 Atm. und H = 21,66 Atm. Aber die letzte Probe roch verdächtig stark nach Blausäure, was auf eine Hydrolyse des Glykosids hinzudeuten schien. In Übereinstimmung damit ergaben zwei weitere Proben H = 27,82 Atm. und K = 22,42 Atm., d. h. für die erhitzte Probe einen deutlich zu hohen Wert. Darauf wurde beim nächsten Versuch die Erhitzungsdauer auf 3 Minuten herabgesetzt, wodurch aber das Abtöten nicht vollständig war; der osmotische Wert betrug hier nur 14,20 Atm. gegenüber K = 20,32 Atm. der Parallelprobe. Bei einer Erhitzungsdauer von 10 Minuten wurde einmal gute Übereinstimmung erzielt (H = 22,04 Atm. und K = 22,68 Atm.), während ein weiterer Versuch wieder bei lebend gepreßten Blättern einen viel zu niedrigen, bei 15 Minuten lang auf 100° C erhitzten einen wahrscheinlich etwas zu hohen Wert ergab, und zwar L = 5,30 Atm., H = 25,09 und 25,13 Atm., K = 22,36 und 22,26 Atm.

Die Prüfung von anderen Pflanzenarten soll noch fortgesetzt werden; doch scheint es schon jetzt ziemlich sicher zu sein, daß

das Abtöten durch hohe Temperatur — mit Ausnahme von einigen Fällen — der Behandlung mit flüssiger Luft nicht nachsteht. Das ist aber für die ökologische Auswertung der Methode sehr wichtig. Flüssige Luft hat man nicht immer zur Verfügung, die Proben aber auf 100 ° C erhitzen kann man sogar draußen im Gelände. Außerdem werden durch das Erhitzen auch die Enzyme unwirksam gemacht und die Proben sterilisiert. Es scheint mir deshalb, daß man so vorbehandelte Proben in gut verschlossenen Gefäßen längere Zeit aufbewahren kann, was aber noch zu prüfen ist. Man könnte dann die Proben im Gelände einsammeln, gleich in Preßtücher wickeln und in verschlossenen Gläsern erhitzen, um sie dann evtl. nach einigen Tagen im Laboratorium auszupressen und den osmotischen Wert zu bestimmen. Das Abtöten der Gewebe hat auch noch den großen Vorteil, daß man beim Pressen nicht so hohe Drucke anzuwenden braucht. Bei 25 Atm. bekommt man schon aus den härtesten Blättern genügend Preßsaft heraus. Eine hydraulische Presse ist nicht unbedingt notwendig.

Von anderen Abtötungsarten hat DIXON neben der flüssigen Luft auch noch das Abtöten durch giftige Gase (Chloroform, Äther etc.) geprüft. Die Resultate waren nicht befriedigend. Das Abtöten durch Erhitzen hat er nur ein einziges Mal versucht, und obgleich er gute Ergebnisse erhielt, so hat er diese Methode nicht weiter untersucht und empfiehlt vor allen Dingen flüssige Luft. GORTNER, HARRIS und Mitarbeiter haben dann in Amerika sich auf DIXONs Untersuchung stützend an Stelle der flüssigen Luft längeres Gefrieren in einem Eis-Salz-Gemisch bei — 15 ° bis — 17 ° C gesetzt. Sie scheinen auch damit ein sicheres Abtöten zu erzielen, doch dürfte das Abtöten durch Erhitzen auf 100 ° C noch einfacher sein.

Aus diesen Untersuchungen geht hervor, daß wir hinter alle Werte, die bisher mit Preßsaft aus lebendem Gewebe erhalten wurden, ein großes Fragezeichen stellen müssen. Das gilt namentlich auch für die Werte aus DIXONs erster Arbeit. Richtig sind vielleicht nur die Werte für sukkulente Pflanzen. Auch genügt vielleicht vorherige starke Zerkleinerung der Gewebe durch Fleischmaschinen oder Reiben. Diese Methode wurde nicht nachgeprüft. Denn erstens ist sie sehr umständlich, zweitens kann man sie nur bei großen Mengen von Pflanzensubstanz anwenden, da sonst zu leicht ein Wasserverlust während der Verarbeitung eintritt. Für uns war es aber wichtig, eine Methode auszuarbeiten, die mit einer möglichst kleinen Menge von Pflanzensubstanz auskommt; denn bevor man an vergleichende ökologische Untersuchungen mit

verschiedenen Pflanzenarten herantritt, gilt es, sich genauer über die täglichen und jährlichen Schwankungen und über den Einfluß der Witterung zu orientieren. Die vorliegenden Arbeiten reichen in dieser Hinsicht nicht aus. Die Behandlung dieser Fragen soll weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben[1]).

---

1) Mittlerweile sind vom Verfasser gemeinsam mit seiner Frau, Dr. ERNA WALTER-SCHENCK, im August und September an dem ungarischen Biologischen Forschungsinstitut in Tihany am Plattensee über 300 Messungen des osmotischen Wertes nach der hier beschriebenen Methode bei etwa 150 Pflanzenarten ausgeführt worden. Dabei hat sich nicht nur die Methode ausgezeichnet bewährt, sondern auch die vom Verfasser vertretene Ansicht von der großen Bedeutung der Kenntnis des osmotischen Wertes für die Lösung wichtiger ökologischer Fragen des Wasserhaushaltes der Pflanzen bestätigt. Bei gewissen Pflanzen trockener Standorte treten in Übereinstimmung mit MAXIMOWs Ansicht enorme Schwankungen des osmotischen Wertes auf: z. B. bei *Stachys germanica* 9,74—36,97 Atm., *Euphrasia lutea* 19,58—40,76 Atm., *Carex humilis* 17,8—42,9 Atm., *Viburnum lantana* 19,0—47,7 Atm. Bei anderen sind sie geringer, z. B. bei *Helianthemum fumana* 16,9—27,0 Atm., *Potentilla arenaria* 15,9—24,0 Atm. Die eigentlichen hartblättrigen Pflanzen scheinen dagegen einen Typus für sich zu repräsentieren und zeigen selbst bei großer Trockenheit keine Erhöhung des osmotischen Wertes, wie z. B. *Lavandula vera* 14,4—17,8 Atm., *Pinus nigra* 15,9—17,3 Atm., *Quercus lanuginosa* 18,7 bis 19,5 Atm. Doch sind in diesen Fällen die Maximalwerte sicher nicht erreicht; denn die Pflanzen zeigten im Gegensatz zu den anderen nicht die geringsten Anzeichen von Schädigungen. Wir haben es eben bei Pflanzen trockener Standorte mit einer ganzen Reihe von verschiedenen ökologischen Typen zu tun, die sich nicht ohne weiteres vergleichen lassen. Bei Pflanzen der Flachmoore lagen die Werte um 10 Atm. herum. Die Tagesschwankungen sind gering. Bei Schilf wurden Werte von 14,3—23,8 Atm. gefunden. Die absoluten Maxima bei Pflanzen des schattigen Waldbodens betrugen 7—11 Atm., bei wintergrünen Pflanzen (Efeu) bis 14,7 Atm. Bei den sukkulenten Crassulaceen stieg der Wert keinmal über 8,4 Atm. und betrug meistens 4—7 Atm. Eine genaue Mitteilung der Ergebnisse wird noch erfolgen.

---

57. Adalbert Blochwitz: Hygiene der Schimmelpilze.

(Eingegangen am 16. August 1928. Vorgetragen in der Oktobersitzung.)

Schimmelpilze können ebensogut erkranken wie Menschen, Tiere, höhere Pflanzen. Wie dort, sind auch hier ungünstige Lebensbedingungen, ungeeignete Ernährung, insbesondere zu hohe Feuchtigkeit, im höchsten Grade natürlich Bakterien die Ursachen. Die Krankheitssymptome sind immer fast die gleichen: mangelhafte oder gar keine Konidienträgerbildung, verkrüppelte Konidienträger und allerhand Mißbildungen, wie verzweigte Konidienträger, zu Hyphen auswachsende Sterigmen ohne Konidien, einfache Sterigmen statt verzweigter, im Myzel knorrige Hyphen mit Anschwellungen und brüchige Myzeldecken, so besonders bei NH_4NO_3-Ernährung, da HNO_3 äußerst schädlich, Überwuchern des Myzels, vor allem aber Luftmyzelbildungen, die bei zu hoher Feuchtigkeit und Bakterien regelmäßig auftreten, bei Bakterien-Infektion von ganz charakteristischem Aussehen, feucht, oft zu peitschenschnurförmigen Bündeln verklebt. Leider sind diese bedauernswerten Geschöpfe von der Heilkunde bisher ganz vernachlässigt worden.

Aussaat auf Platten kann zwar von Bakterien befreien, oft auch nur nach Wiederholung, aber nicht immer von den Krankheitserscheinungen, zumal wenn diese durch mehrere Generationen hindurch unter ungünstigen Bedingungen sich mehr oder weniger erblich befestigt haben, z. B. durch lange Kultur auf Gelatine oder gar Agar; in der Natur müssen Schimmelpilze, insbesondere die empfindlichen Aspergillen, oft durch viele Generationen hindurch sich recht kümmerlich durchschlagen, auf feuchten Substraten nie frei von Bakterien. Kultur auf unbefeuchtetem Brot — größere Prismen in kleinen Gefäßen, sog. Sammelgläsern, mit ganz dicht zusammengepreßtem Wattestopfen zur Verhinderung vorzeitigen Eintrocknens — ergibt oft schon in der ersten Generation normale Konidiendecken, jedenfalls nach mehrmaliger Wiederholung, und dann erhält man auch auf feuchtem Brot bald normale Kulturen; manche Luftmyzelien haften allerdings recht fest, und solange man nicht Konidien isoliert überimpfen kann, erhalten sie sich durch eine lange Reihe von Generationen. Mehrfach habe ich gänzlich sterile Myzelien erhalten und nach wenigen Generationen als geheilt entlassen; oft ist dann erst eine sichere Bestimmung möglich; denn meist werden solche Abnormitäten als n. sp. aus-

gerufen. Auch von Bakterien kann man — ohne Hilfe von Plattenaussaat — Schimmelpilze durch diese Methode befreien, und zwar rascher, fast immer schon in der ersten Kultur, wenn sie nicht in gar zu großer Menge vorhanden sind, sicher nach Wiederholung, sobald man einmal gute Konidien hat.

Der Vorteil der Methode liegt darin, daß die Herstellung des Nährbodens im Gegensatz zur Gelatine nicht die geringste Mühe oder Zeit und nur einmaliges, kurzes Sterilisieren erfordert, da man ja nicht auf Bakterien Rücksicht zu nehmen braucht, sondern höchstens auf angeflogene *Penicillium*konidien. Ein Nachteil liegt freilich darin, daß der Nährboden bald beimpft werden muß, da er oberflächlich doch bald eintrocknet. Dafür kann man das Sterilisieren in jedem kleinen Topf vornehmen, wenn man kleine (Milch-) Konservendosen mit durchlöchertem Boden als Einsatz verwendet und ein durchlöchertes Blech auf geeignete Untersätze legt. Selbstverständlich ist die Methode im allgemeinen nur anzuwenden auf hygrophobe Spezies; aber nur diese leiden ja unter der Feuchtigkeit und leiden am meisten unter Bakterien; die hygrophilen wachsen auch auf Nährlösung gut, und vermögen z. T. durch alsbald einsetzende Säurebildung sich der Bakterien zu erwehren. Der hygrophoben Spezies sind aber weit mehr als man gemeinhin annimmt; es wachsen auf unbefeuchtetem Brot, aber schlecht auf Nährlösung: *A. glaucus*, *conicus*, *Wentii*, *candidus* und *albus Okazaki*, *alliaceus*, *versicolor*, *varians*, *nidulans*, *minutus*, *luchuensis*, *citrisporus*, *niveus*. Wenn aber solche Spezies eingeliefert werden, die auf trockenem Brot nicht zu wachsen vermögen, z. B. *flavi*, *ochracei* und verwandte, so läßt man vorsichtig an der Unterseite, der Impfstelle gegenüber, je nach Bedarf der betr. Spezies $\frac{1}{4}$—1 ccm steriles Wasser zufließen; etwa zuviel zugefügtes gießt man einfach wieder aus. Das Wasser wird am Boden aufgesogen; das Brot bleibt porös und liefert infolgedessen ein für Befreiung von Bakterien viel günstigeres Substrat als das vor dem Sterilisieren durchfeuchtete. Keimung und Wachstum gehen allerdings — außer bei den zuerst angeführten Spezies — sehr langsam vor sich; nötigenfalls muß man dann eben eine Spur Wasser zufließen lassen; das schadet aber nichts: wenn sich das Myzel etwas ausgebreitet hat, sind die Bakterien an der Impfstelle zurückgeblieben.

---

58. Julius Schwemmle: Genetische Untersuchungen an Eu-Oenotheren.

(Vorläufige Mitteilung.)

(Mit 1 Abbildung im Text.)

(Eingegangen am 31. August 1928. Vorgetragen in der Oktobersitzung.)]

Die seit 1924 im Gang befindlichen Untersuchungen sind in diesem Sommer zu einem gewissen Abschluß gekommen. Da die Durcharbeit des umfangreichen Materials noch längere Zeit in Anspruch nehmen dürfte, scheint es mir geboten, kurz die bis jetzt gewonnenen Ergebnisse darzustellen.

Alle vier zu den Kreuzungen verwendeten Arten, nämlich *O. Berteriana*, *odorata*, *mollissima* und *striata* sind Komplexheterozygoten im Sinne RENNERS.

Wenden wir uns zunächst den Kreuzungen *O.* (*Berteriana* × *odorata*) zu. Die Komplexe von *O. Bert.* seien α und β[1]. Sie hätte also die Formel $\alpha \cdot \beta$; *O. od.* entsprechend die Formel $\gamma \cdot \delta$. Die Konstanz erklärt sich aus der Nichtlebensfähigkeit der homozygotischen Verbindungen $\alpha \cdot \alpha$, $\beta \cdot \beta$ usw. Kreuzen wir die beiden Arten, so muß eine vierförmige F_1-Generation auftreten. Das ist auch der Fall, allerdings mit einer gewissen Einschränkung. In der Kreuzung *O.* (*Bert.* × *od.*) fällt die Verbindung $\alpha \cdot \gamma$ aus. Es treten nur auf: $\beta \cdot \gamma$, der Typ I einer früheren Mitteilung (PRINGSH. Jahrbuch. **67**, 1928) mit langen schmalen Blättern und leichter Tupfung am Grunde der Petalen; $\alpha \cdot \delta$, der Typ II mit lanzettlichen Blättern und ohne Tupfung; $\beta \cdot \delta$, der Typ III mit breiten bandförmigen Blättern und starker Tupfung der Petalen. Die Verbindung $\alpha \cdot \gamma$ tritt in der reziproken Kreuzung *O.* (*od.* × *Bert.*) auf, der Typ IV mit langen schmalen Blättern, diese aber mit starker Zackung, Petalen stets ungetupft. Diese Form war wohl in anderen Kreuzungen immer wieder aufgetreten, fehlte aber in der Kreuzung *O.* (*od.* × *Bert.*) in den Jahren 1925, 1926 und 1927. Erst in diesem Jahr trat sie auf und ermöglichte dadurch mit die Erklärung der gesamten Kreuzungen. Eine frühere Mitteilung (Ber. d. D. B. G., **45**, 1927), derzufolge die *O.* (*Bert.* × *od.*) F_1 dreiförmig sein soll, wird dadurch berichtigt. Es mag noch hervorgehoben sein, daß

1) Die Komplexe wie auch die möglichen Typen werden noch bezeichnet werden.

die Unterschiede der vier genannten Typen sehr scharf sind, und sie in allen Kreuzungen stets wieder leicht erkannt werden können.

Bei Selbstbestäubung der Typen I—IV erhalten wir, soweit sie aus den Kreuzungen *O.* (*Bert.* $\times$ *od.*) im weiteren Sinne (auch Rückkreuzungen usw. darunter begriffen) stammen und damit das Plasma von *O. Berteriana* besitzen, folgende Nachkommenschaft:

Typ IV = $\alpha \cdot \gamma$. Die Kombinationen $\alpha \cdot \alpha$ und $\gamma \cdot \gamma$ sind nicht lebensfähig (möglicherweise entsprechen die vereinzelt auftretenden Kümmerlinge der Kombination $\gamma \cdot \gamma$, umsomehr, als sie in immer der gleichen Ausbildung dann vorhanden sind, wenn die genannte Kombination erwartet werden muß). Lebensfähig ist $\alpha \cdot \gamma$: Der Typ IV bleibt konstant.

Konstant ist auch entsprechend obigem der Typ I = $\beta \cdot \gamma$.

Dasselbe wäre auch für die Typen II und III zu erwarten, die sich jedoch anders verhalten. Bei dem Typ II = $\alpha \cdot \delta$ sind folgende Kombinationen möglich: $\alpha \cdot \alpha$, diese fällt aus. $\alpha \cdot \delta$ entspricht der Ausgangsform. Aber zu einem großen Prozentsatz tritt noch ein neuer Typ A auf, der, wie aus den mit ihm vorgenommenen Kreuzungen hervorgeht, der homozygotisch nunmehr lebensfähigen Kombination $\delta \cdot \delta$ entspricht und seinerseits konstant bleibt. Die Folgegeneration des Typ II ist also zweiförmig.

Bei der Selbstbestäubung des Typ III = $\beta \cdot \delta$ fällt die Verbindung $\beta \cdot \beta$ als nicht lebensfähig aus. Lebensfähig sind dagegen $\beta \cdot \delta$ und (wie bei Typ II) $\delta \cdot \delta$. Es treten also auf die Typen III und A. Aber es sind nicht nur zwei Eizellsorten vorhanden mit den Komplexen β und δ, sondern auf Grund ausgedehnter Versuche muß noch eine dritte angenommen werden, die einen neuen Komplex ε enthält. Dieser ist wahrscheinlich durch Austausch zwischen den Komplexen β und δ entstanden. Allerdings muß gefolgert werden, daß die zu erwartende vierte Eizellsorte stets ausfällt. Auf die mögliche zytologische Grundlage soll hier nicht näher eingegangen werden. Hervorgehoben sei noch, daß der Komplex ε nie oder nur in ganz seltenen Fällen durch den Pollen übertragen wird. Dies ist umso auffallender, als solche Unterschiede sonst nicht gefunden werden konnten. Die noch möglichen Kombinationen sind also: $\varepsilon \cdot \beta$, diese ist nicht lebensfähig; $\varepsilon \cdot \delta$, diese repräsentiert einen neuen Typ B. Dieser spaltet in den Folgegenerationen immer wieder Typ A ab, da die Kombinationen $\varepsilon \cdot \delta$ und $\delta \cdot \delta$, nicht aber $\varepsilon \cdot \varepsilon$ lebensfähig sind. Es lassen sich also bei der Selbstbestäubung von Typ III drei Gruppen unterscheiden, $\beta \cdot \delta$, $\delta \cdot \delta$, $\varepsilon \cdot \delta$. Innerhalb jeder gibt es aber ungetupft pollen-

fertile, getupft pollenfertile und getupft pollensterile Pflanzen. Der Komplex β von *O. Berteriana* enthält nämlich den die Tupfung der Petalen bedingenden Faktor. Da dieser zusammen mit dem eng gekoppelten Sterilitätsfaktor unabhängig spaltet — die mögliche zytologische Grundlage sich vorzustellen, hält nicht schwer — so zerfallen die die Komplexe β, δ und ε enthaltenden Gameten des Typ III je in zwei Unterabteilungen: solche, die den Tupfungs- resp. Sterilitätsfaktor enthalten und solche, die die beiden Faktoren nicht enthalten. Damit hat die anfänglich schwer erklärbare Vielförmigkeit der Nachkommenschaft des Typ III ihre Erklärung gefunden.

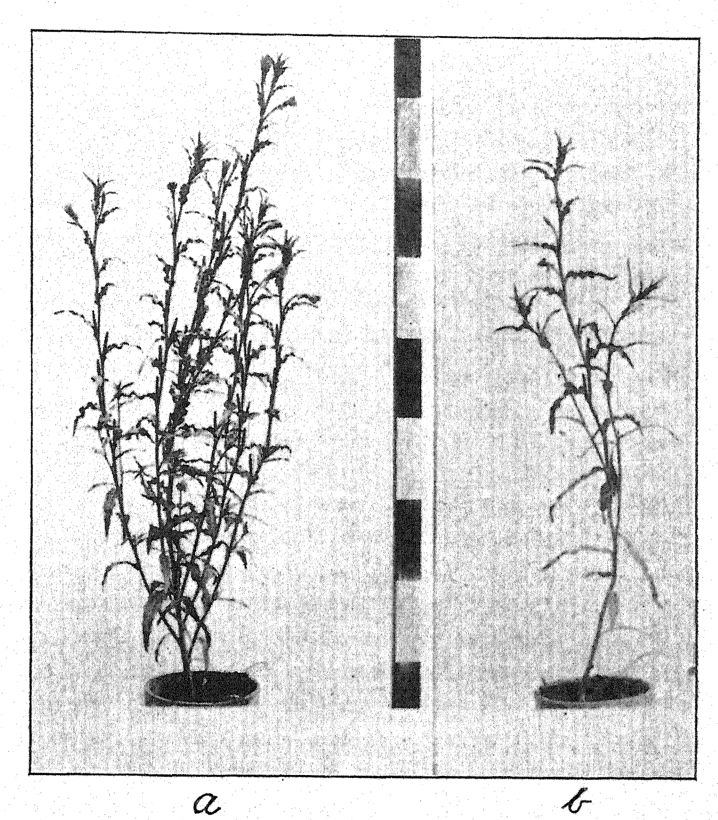
Um es vorwegzunehmen, so sind in den Kreuzungen mit Typ III ♀ noch folgende neue Kombinationen möglich: mit *O. Bert.* $(\alpha \cdot \beta)$ als Vater $\varepsilon \cdot \alpha =$ Typ C; mit *O. od.* $(\gamma \cdot \delta)$ als Vater $\varepsilon \cdot \gamma =$ Typ D. Es treten demnach in den *O. Berteriana* $(\alpha \cdot \beta)$ — *odorata* $(\gamma \cdot \delta)$ Kreuzungen folgende acht Typen auf:

Typ I $= \beta \cdot \gamma$; Typ II $= \alpha \cdot \delta$; Typ III $= \beta \cdot \delta$; Typ IV $= \alpha \cdot \gamma$;
Typ A $= \delta \cdot \delta$; Typ B $= \varepsilon \cdot \delta$; Typ C $= \varepsilon \cdot \alpha$; Typ D $= \varepsilon \cdot \gamma$.

Da die Komplexe β, δ und ε den Tupfungsfaktor enthalten können, so sind alle Typen bis auf Typ IV, mit Tupfung möglich. Tatsächlich wurde auch nie ein getupfter Typ IV erhalten. Damit läßt sich der Ausfall jeder möglichen Kreuzung bestimmen, und keine der vielen Kreuzungen steht mit der hier gegebenen Erklärung, die erst auf Grund des gesamten Materials gefunden wurde, in Widerspruch.

Die Versuche gewannen noch dadurch an Interesse, daß einwandfrei eine Einwirkung des *odorata*-Plasmas nachgewiesen werden konnte. Die reziproken Kreuzungen zwischen *O. Berteriana* und *O. odorata* fallen nämlich nicht gleich aus. In der Kreuzung *O.* (*Bert.* × *od.*) sind die drei auftretenden Typen I—III sehr kräftig, und der Ausfall an Keimlingen ist verhältnismäßig gering. Warum der Typ IV hier nicht auftritt, ist mit Sicherheit bis jetzt noch nicht zu sagen. In der reziproken Kreuzung *O.* (*od.* × *Bert.*) dagegen ist nur der hier auftretende Typ IV kräftig und normal ausgebildet. Die Typen I und II dagegen sind sehr schwächlich, wie aus der Abbildung, die den Typ II das eine Mal mit *Berteriana*-Plasma, das andere Mal mit *odorata*-Plasma wiedergibt, klar erkennbar ist. Auch sind die Blätter in eigentümlicher Weise gelblich gefärbt. Selbst ganz gelbe Flecken kommen vor. Doch sind diese Erscheinungen nicht gleichzusetzen mit den ebenfalls plasmatisch bedingten Schecken der andern Oenotheren. Einmal kann im Lauf einer Vegetationsperiode eine allmähliche Ergrünung der erst gelblich gefärbten Blätter beobachtet werden, und dann ergibt eine

anatomische Untersuchung den grundsätzlichen Unterschied: sind doch auch noch in gelblichen Partien Chloroplasten, allerdings entsprechend schwach gefärbt, zu erkennen. So ist es nicht verwunderlich, daß ein großer Teil der Keimlinge unter ganz typischen Erscheinungen abstirbt, der Rest sich zu den oben genannten



Typ II = $\alpha \cdot \delta$ aus den Kreuzungen
a) *O. (Berteriana × odorata)*: *Berteriana*-Plasma
b) *O. (odorata × Berteriana)*: *odorata*-Plasma.
Maßeinheit 10 cm.

Schwächlingen weiterentwickelt. Der Typ III tritt überhaupt nie auf. Bei Selbstbestäubung bleibt auch der Typ II, der ja sonst den homozygotischen Typ A abspaltet, konstant. Daß die Typen aber trotzdem die gleiche Konstitution wie die entsprechenden aus der Kreuzung *O. (Berteriana × odorata)* haben, ließ sich durch Kreuzungen, bei denen die schwächlichen Typen I und II als ♂ verwendet wurden, nachweisen.

Es wäre aber verfrüht gewesen, aus diesen Erscheinungen allein eine besondere Wirkung des *odorata*-Plasmas herzuleiten. So waren denn ganz gerichtete Kreuzungen nötig. Werden die aus der Kreuzung *O.* (*Bert.* × *od.*) erhaltenen Typen, die also das Plasma von *O. Berteriana* besitzen, mit *O. Bert.* rückgekreuzt, so fallen die Kreuzungen gleich aus, gleichgültig, ob ich *O. Berteriana* als Vater oder Mutter verwende (hinsichtlich des Komplexes ε vgl. das oben Gesagte, S. 553). Nicht aber, wenn die Rückkreuzungen mit *odorata* hergestellt werden. Ist *O. odorata* Mutter, so fällt ein großer Teil der Keimlinge unter den gleichen Erscheinungen aus, wie bei der Kreuzung *O.* (*od.* × *Bert.*), und im allgemeinen bleiben nur die auftretenden *odorata*-Planzen, kräftig wie die Elternart, übrig. Daß der Typ IV seither nicht auftrat, und auch die im *odorata*-Plasma wenn auch schlecht lebensfähigen Typen I und II fast durchweg fehlen, fällt wohl nicht allzusehr ins Gewicht. Es ist nur eine Sache sorgfältiger und umfangreicher Kultur, um auch diese und dann schwächlich — vereinzelt ist dies auch der Fall — zu bekommen. Kreuze ich dagegen die Typen mit *Berteriana*-Plasma mit *O. odorata* als ♂, so treten die erwarteten Kombinationen in normaler Ausbildung auf.

Es ist aber auch möglich, eine *O. odorata* das eine Mal mit *odorata*-Plasma, das andere Mal mit *Berteriana*-Plasma zu erhalten: ich brauche nur *O. odorata* mit Typ II reziprok zu kreuzen. Daß die auftretenden *odorata*-Pflanzen sich von der Elternart nicht unterscheiden, zeigen die Kreuzungen mit *O. Berteriana* ♀, wobei die gleichen Typen auftreten wie in der ursprünglichen Kreuzung *O.* (*Bert.* × *od.*). Stelle ich nun die reziproken Kreuzungen *O.* (*od.* × *Bert.*) her, so treten neben dem kräftigen Typ IV die schwächlichen Typen I und II auf, und Typ III fehlt, sofern das Plasma von *O. odorata* die Grundlage bildet. Diese Kreuzung unterscheidet sich also in nichts von der ursprünglichen Kreuzung *O.* (*od.* × *Bert.*). Wird dagegen die Kreuzung *O. odorata* (mit Plasma von *Berteriana*) × *O. Berteriana* hergestellt, so bekommen wir nunmehr die Typen I—III in kräftiger Ausbildung, genau wie in der ursprünglichen Kreuzung *O.* (*Bert.* × *od.*). Mit dieser *odorata* ($\gamma \cdot \delta$ im Plasma von *Berteriana*) als ♀ können wir auch Rückkreuzungen herstellen und erhalten jetzt die erwarteten Typen in normaler Ausbildung, und keine Ausfallerscheinungen in größerem Maße sind zu beobachten. Wird die *O. odorata* mit dem Plasma von *odorata* selbstbestäubt, so bleibt sie, wie nicht anders zu erwarten, konstant. Anders verhält sich dagegen die *O. odorata* mit mit dem Plasma von *O. Berteriana*. Sie spaltet immer wieder den

Typ A ab. Da sie die Formel $\gamma \cdot \delta$ besitzt, so ist der Typ A auch hier nichts anderes als die im Plasma von *Berteriana*, nicht aber von *odorata* homozygotisch lebensfähige Komponente von *O. odorata*.

Auf Grund dieser Befunde ist der Schluß wohl erlaubt, daß das Plasma von *O. odorata* einen hemmenden Einfluß auf die mit ihm hergestellten Kombinationen ausübt. Eine Ausnahme macht der Typ IV, der in allen Kreuzungen gleich kräftig gestaltet ist. Eine Erklärungsmöglichkeit wäre die folgende: Die Komplexe β und δ sind in dem Plasma von *O. odorata* nicht entwicklungsfähig. Deshalb fällt auch die Verbindung $\beta \cdot \delta$ = Typ III stets aus. Entwicklungsfähig sind dagegen die Komplexe α und γ. Bei den Kombinationen $\beta \cdot \gamma$ = Typ I und $\alpha \cdot \delta$ = Typ II ist zwar eine Entwicklung möglich, sie ist aber unter dem Einfluß der an sich nicht entwicklungsfähigen Komplexe β resp. δ hintangehalten, und so entstehen die schwächlichen Typen I und II. Typ IV enthält die beiden, auch im Plasma von *O. odorata* entwicklungsfähigen Komplexe α und γ; er ist demzufolge auch im Plasma von *odorata* voll lebensfähig. Dem kann entgegengehalten werden, daß ja auch der eine Elter, *O. odorata*, selbst den Komplex δ enthält und doch keinerlei Entwicklungshemmung zeigt. Aber es könnte wohl im Laufe der Generationen ein allmählicher Ausgleich eingetreten sein, der eine normale Entwicklung ermöglicht. Dafür sprechen die Erfahrungen mit dem Typ II = $\alpha \cdot \delta$ mit *odorata*-Plasma. Dieser zeigte, durch mehrere Generationen hindurch gezogen, eine deutliche Kräftigung und war bald nicht mehr von den entsprechenden Pflanzen mit *Berteriana*-Plasma zu unterscheiden. Ob dabei auch das ursprüngliche *odorata*-Plasma eine Veränderung erfahren hat, bedarf noch der Prüfung. Eine solche Veränderung konnte allerdings bis jetzt bei der *O. odorata* mit *Berteriana*-Plasma — und für diese müßte dasselbe gelten — nicht gefunden werden, wie die oben erwähnten mit ihr hergestellten Kreuzungen zeigen. Das schließt natürlich nicht aus, daß sie sich feststellen läßt, wenn erst die Kernkombination in dem fremden Plasma lang genug sich auswirken konnte. Jedenfalls ist das Material, bei dem die Kernverbindung so klar erkennbar ist, geeignet, eine denkbare Beeinflußung des Plasmas durch den Kern aufzudecken. Die diesbezüglichen Untersuchungen sind noch im Gange.

Daß das *odorata*-Plasma in der eben geschilderten Weise wirkt, erhält noch eine weitere Bestätigung durch die Kreuzungen *O. (mollissima × odorata)* und reziprok. *O. mollissima* selbst enthält die beiden Komplexe ζ und η, die sich nur wenig voneinander unterscheiden. Die ζ enthaltenden Kombinationen haben eine kurze,

die mit η eine lange Blütenröhre. Kreuzt man *O. mollissima* ♀ mit *O. odorata* ♂, so bekommt man zwei Haupttypen: einen hellgrünen, durch den Komplex γ von *O. odorata* bedingt, und einen dunklen mit dem Komplex δ von *O. odorata*. Innerhalb dieser gibt es kurzröhrige, mit dem Komplex ζ, und langröhrige mit η von *O. mollissima*. In der Kreuzung *O. (od.* × *moll.)* fehlen die langröhrigen Pflanzen fast ganz, wohl nur infolge Pollenschlauchkonkurrenz. Während aber der hellgrüne Typ kräftig ausgebildet ist, ist die dunkel kurzröhrige, die Komplexe δ und ζ enthaltende Kombination sehr kümmerlich, aber doch groß genug, um ihre Identität mit der entsprechenden, hier aber normal ausgebildeten Kombination in der reziproken Kreuzung nachweisen zu lassen. Schon vom Keimlingsstadium an lassen sich diese Verhältnisse klar verfolgen. Aber auch das Plasma von *O. mollissima* übt einen ähnlichen, wenn auch schwächeren Einfluß aus. Die mit *odorata*-Plasma kräftigen, hellgrün-kurzröhrigen Pflanzen sind in der Kreuzung *O. (moll.* × *od.)* wohl verhältnismäßig kräftig, aber doch deutlich gelblich, etwas mehr diffus gefärbt. Daran waren sie geradezu erkenntlich und die Auszählung, die im übrigen durch Messung jeder einzelnen Pflanze erfolgte, erleichtert. Daß die Wirkung des *mollissima*-Plasmas in diesem Jahr besonders deutlich war, sei nebenbei bemerkt.

Nicht anders ist es in den Kreuzungen von *O. mollissima* mit *O. striata*. *O. striata* gleicht fast völlig dem Typ I ($\beta \cdot \gamma$) aus der Kreuzung *O. (Bert.* × *od.)*. Ihr einer Komplex γ' stimmt wohl mit γ von *O. odorata* überein; der Komplex ϑ dagegen unterscheidet sich von dem Komplex β (aus *O. Berteriana*), wie aus dem Vergleich der Kreuzungen *O. (striata* × *mollissima)* resp. Typ I × *O. mollissima* hervorgeht, nicht unwesentlich. Die in der Kreuzung *O. (striata* × *moll.)* auftretenden hellgrünen Pflanzen, lang- und kurzröhrig, mit den Formeln $\gamma' \cdot \eta$ resp. $\gamma' \cdot \zeta$ gleichen demzufolge denen aus den Kreuzungen *O. (moll.* × *od.)* und reziprok. Und wieder sind die kurzröhrigen im Plasma von *O. mollissima* in gleicher Weise chlorotisch. In diesem Zusammenhang mag noch erwähnt werden, daß durch die Kreuzungen der Typen I—III aus der Kreuzung *O. (Bert.* × *od.)* mit *O. mollissima* und deren Vergleich mit den Kreuzungen *O. (Bert.* × *moll.)* einerseits und *O. (moll.* × *od.)* andererseits die eingangs gegebene Erklärung ebenfalls bestätigt wurde.

Es bleibt noch darauf hinzuweisen, daß die *Berteriana-mollissima* Kreuzungen in größerem Umfange angestellt wurden, eben um die Konstitution von *O. mollissima* zu klären. Dabei ergab sich, daß,

im Gegensatz zu den *Berteriana-odorata* Kreuzungen, stärkere Spaltungen, aber in durchaus faßbarer Weise auftreten.

So ist denn der Erbgang der untersuchten Eu-Oenotheren im wesentlichen aufgedeckt. Im einzelnen werden noch ergänzende Untersuchungen nötig sein. So bedürfen die auffallend hohen Keimprozente der Eltern — *O. Berteriana* keimt zu nahezu 100 % — der Klärung. Aber wesentlich neue Befunde sind nicht mehr zu erwarten. So haben sich denn die Vermutungen bestätigt, daß die Eu-Oenotheren einen ähnlichen Erbgang besitzen wie die der biennis-Gruppe, mit denen sie im Verlauf der Reduktionsteilung weitgehend übereinstimmen. Gerade diese Übereinstimmung war ja der Ausgangspunkt für die Untersuchungen gewesen. Die Zytologie der Eltern, die eingehende Darstellung der genetischen Untersuchungen und deren Vergleich mit denen in der biennis-Gruppe (der in diesem Zusammenhang nicht durchgeführt werden konnte), sowie die Zytologie der Bastarde werden den Gegenstand einer Reihe von Abhandlungen bilden. Die weiteren Untersuchungen werden mehr der Wirkung des Plasmas als einer Merkmalsanalyse gelten.

---

59. P. N. Schürhoff: Über die Entwicklung des Eiapparates der Angiospermen.

(Eingegangen am 26. September 1928. Vorgetragen in der Oktobersitzung.)

Im Jahre 1919 stellte ich die Theorie auf, daß die eine Synergide im Embryosack der Angiospermen homolog mit der Bauchkanalzelle der Gymnospermen bzw. der Archegoniaten sei, während die zweite Synergide einer Prothalliumzelle entspreche. Gegen diese Theorie sind nun einerseits Einwände gemacht worden, andererseits hat sich meine eigene Ansicht bei einigen von mir gebrachten Wahrscheinlichkeitsbeweisen geändert, so daß mir ein Grund vorzuliegen scheint, auf die Phylogenie des angiospermen Embryosackes nochmals ausführlich zurückzukommen.

Über die Homologien im Embryosack gibt es z. Zt. folgende vier Ansichten:

1. Wir wissen nichts über homologe Verhältnisse zwischen dem Embryosack der Angiospermen und den Archegonien primitiverer Pflanzengruppen.

2. Alle Kerne bzw. Zellen des Embryosackes sind einander gleichwertig und als potentielle Eizellen anzusehen.

3. Die beiden Synergiden sind den Halszellen der Gymnospermen homolog, und ein Polkern entspricht dem Bauchkanalkern; ferner ist die basale Zellgruppe des Embryosackes als zweites Archegon anzusehen.

4. Die eine Synergide ist homolog dem Bauchkanalkern, die andere stellt ebenso wie der obere Polkern und die ganze basale Gruppe des Embryosackes Prothallium-Kerne dar. Diese Theorie wurde von mir vertreten.

Über die erstgenannte Ansicht läßt sich nicht diskutieren, da sie abhängig ist von der mehr oder minder großen Wahrscheinlichkeit der den anderen Ansichten zu Grunde liegenden Theorien.

Die zweite Anschauung, daß alle Kerne des Embryosackes gleichwertig und als potentielle Eizellen anzusehen seien, ist von den Verhältnissen bei *Gnetum* abgeleitet. Es muß jedoch betont werden, daß *Gnetum* eine Spitzenentwicklung darstellt, indem der nukleare Zustand des *Gnetum*-Prothalliums eine wesentliche Fortentwicklung aus dem zellulären Aufbau des Koniferen-Prothalliums ist. Keineswegs können wir in dem Verhalten von *Gnetum* etwas Primitives sehen. Stellen wir aber die Hypothese auf, daß alle

Kerne im Embryosack der Angiospermen gleichwertig seien, so müßten wir die Bildung des typischen Embryosackes als sekundär erfolgt ansehen, indem wir uns vorstellen, daß die vorher gleichwertigen Kerne sich zu den besonderen Elementen des Embryosackes spezialisiert haben. Mit zwingender Logik müßten wir dann die Prothalliumbildung bei *Gnetum* als die ursprünglichste ansehen und aus ihr auch die Archegonbildung der Archegoniaten und Gymnospermen ableiten. Durch diesen Gedankengang ergibt sich ohne weiteres die Unhaltbarkeit dieser zweiten Anschauung. Daß sie überhaupt gelegentlich geäußert wird, dürfte wohl mehr darauf zurückzuführen sein, daß man nicht gerade aussprechen will, man identifiziere sich mit der erstgenannten Ansicht. Der Ausspruch, alle Kerne des Embryosackes seien gleichwertig, scheint zuerst etwas Neutrales an sich zu haben, bei dem man sich also seine Ansicht noch vorbehalten kann; er wird also in praxi als Verlegenheitshypothese verwandt. In Wirklichkeit aber bedeutet er die Ableitung vom *Gnetum*typus.

Hier sei noch kurz eine weitere Ansicht erwähnt, die die Synergiden als steril gewordene Archegonien ansieht. Diese Meinung leitet sich allein von dem birnenförmigen Aussehen der Synergiden ab und besitzt überhaupt keine wissenschaftliche Begründung. Nach dieser Anschauung hätten wir an der Mikropyle drei nur aus je einer Eizelle bestehende Archegonien. Da nun von den vier Kernen an der Mikropyle je zwei Schwesterkerne sind, und drei von diesen Kernen als Eikerne angesehen werden, müßte folgerichtig auch der obere Polkern als Eikern bzw. als viertes Archegonium erklärt werden. Es ist ferner gar nicht einzusehen, weshalb die Angiospermen zwei steril gewordene Archegonien zu einem integrierenden Bestandteil ihres Embryosackes gemacht haben sollen. Die Befruchtung hat doch immer nur bei dem nicht sterilen Archegonium stattgefunden, und hätte sich das Bedürfnis für eine funktionelle Tätigkeit nach Art der Synergiden geltend gemacht, so ist doch ohne weiteres anzunehmen, daß dieses Archegonium, statt seine Zellen bis auf eine zu reduzieren, seine eigenen Zellen für diesen Zweck spezialisiert hätte. Man müßte sonst sagen: Warum gerade zwei Synergiden? Es genügt doch eine! Warum andererseits nicht drei, vier oder fünf? Jedenfalls gibt uns eine solche vage Theorie keine Erklärung für die Entstehung des typischen Eiapparates.

Die dritte Anschauung ist von PORSCH begründet, welcher bei seinen Deutungen von den höher entwickelten Gymnospermen ausgeht. Er macht also die Voraussetzung, daß sich die Angiospermen

aus den Gymnospermen entwickelt haben. Schon dadurch, daß die Synergiden als Halszellen und nicht als Halskanalzellen angesprochen werden, ist dieser Standpunkt festgelegt. Und zwar müßte diese Entwicklung aus den höher organisierten Gymnospermen angenommen werden, da die *Cycadales* und *Ginkgoales*, ebenso wie die Archegoniaten, ihren Bauchkanalkern stets bei oder nach der Befruchtung verkümmern lassen, während die Bauchkerne bei den Angiospermen das Endosperm bilden sollen. Nun sind bei den Koniferen nur vereinzelte Fälle bekannt, eigentlich nur *Thuja*, in denen aus dem Bauchkanalkern ein mehrzelliges Gewebe gebildet wird. Zu einer Homologisierung dieses kleinen Gewebes mit dem Endosperm der Angiospermen wurde PORSCH vor allem dadurch veranlaßt, daß in diesem Falle der Bauchkanalkern vorher mit dem zweiten Spermakern verschmilzt, so daß hier also ein Analogon zur doppelten Befruchtung der Angiospermen angenommen werden könnte.

Also auch bei der Theorie von PORSCH wird der Embryosack der Angiospermen aus ganz spezialisierten Verhältnissen hochentwickelter Gymnospermen abgeleitet. Dadurch aber steht und fällt diese Theorie mit der Annahme einer direkten Ableitung der Angiospermen aus hochentwickelten Gymnospermen.

Es ist andererseits aber PORSCH das große Verdienst nicht abzusprechen, daß er den phylogenetischen Gedankengang strikt durchgeführt hat, indem er schließt: Die Archegoninitiale der Gymnospermen teilt sich in die Mutterzelle für die Halszellen und die Zentralzelle; aus der ersteren entstehen die Halszellen des Gymnospermenarchegons, aus der letzteren Eikern und Bauchkanalkern. Die ältere Auffassung von TREUB, die die Synergiden ebenfalls als Halszellen, homolog denen des Gymnospermenarchegoniums, ansah, krankt an dem Fehler, daß sie die Polkerne als Prothalliumkerne ansieht, trotzdem sie erst nach Abgabe der Halsmutterzelle von der Mutterzelle des Eikerns (= Zentralzelle) abgegeben werden. Daß der Mutterkern des Eikerns, nachdem er schon zum spezialisierten Archegonkern geworden ist, was sich durch die stattgefundene Abgabe der Halsmutterzelle doch erweisen würde, noch einmal Prothalliumkerne abgeben soll, läuft einem phylogenetischen Denken zuwider.

Wie ein großer Teil der Systematiker auf Grund der Diploidgeneration, habe ich auf Grund der Entwicklung der Haploidgeneration den Standpunkt vertreten, daß sich die Angiospermen nicht aus spezialisierten Gymnospermen entwickelt haben. Die Theorie von PORSCH ist aber nur für diejenigen annehmbar, die

sich seiner Auffassung über die Entstehung der Angiospermen aus höher stehenden Gymnospermen anschließen.

Ich möchte aber weiter die Frage aufwerfen: Weshalb wird bei den Chalazogamen, falls die Deutung von PORSCH zu Recht besteht, nicht das chalazale Archegonium befruchtet, wie es doch das natürlichste sein müßte? Man kann nicht einwenden, daß die topographische Anordnung eine Entwicklung zum Embryosack hindere. Es sind mehrere Fälle bei den Angiospermen bekannt, in denen in einer Samenanlage zwei untereinanderliegende Embryosäcke sich entwickelt haben. Es findet dann beim chalazalen Embryosack Umkehrung der Polarität statt, so daß dessen Eiapparat an der Chalaza liegt. In solchen Fällen, z. B. bei *Ulmus americana*, kann es sogar zur Befruchtung des chalazalen Eiapparates des unteren Embryosackes kommen, da bei *Ulmus* bekanntlich Chalazogamie stattfindet. In normalen Fällen ist jedoch trotz Chalazogamie, ja selbst bei Entleerung der Spermakerne in die Antipoden *(Nigella arvensis)*, niemals Embryobildung beobachtet worden.

Ich komme nun zu der von mir vertretenen Auffassung, daß die eine Synergide homolog dem Bauchkanalkern ist. Der ausschlaggebende Unterschied zwischen der Auffassung von PORSCH und der meinigen liegt darin, daß PORSCH den oberen Polkern als Bauchkanalkern ansieht, während ich die eine Synergide hierfür anspreche, oder auf eine andere Formel gebracht: PORSCH hält Eikern und oberen Polkern für Schwesterkerne, während ich Eikern und einen Synergidenkern als solche ausspreche. Infolgedessen sieht PORSCH andererseits die beiden Synergidenkerne als Schwesterkerne an, während ich den anderen Synergidenkern als Schwesterkern des Polkerns betrachte.

Welche dieser beiden Anschauungen den Vorzug verdient, hängt demgemäß davon ab, ob es möglich ist, den Nachweis zu erbringen, ob die Synergiden Schwesterzellen sind oder nicht.

Ich gebe gern zu, daß die morphologische Gleichartigkeit der Synergiden sehr für die Annahme zu sprechen scheint, daß es sich hier um Schwesterzellen handelt. Eine solche Annahme wäre jedoch völlig unzulässig; man braucht sich nur vor Augen zu halten, wie die Antipoden bei den Rubiazeen und vielen Kompositen aussehen. Hier finden wir nämlich eine untere, riesige, langgestreckte Antipodenzelle und darüber zwei sehr kleine Antipoden, die man als „Halszellen“ des Antipodenapparates ansehen könnte. Es ergibt sich aber ganz klar aus der Entwicklungsgeschichte, daß diese beiden „Halszellen“ nicht Schwesterzellen sind, sondern daß die Riesenantipode die Schwesterzelle einer der „Halszellen“ darstellt.

aus den Gymnospermen entwickelt haben. Schon dadurch, daß die Synergiden als Halszellen und nicht als Halskanalzellen angesprochen werden, ist dieser Standpunkt festgelegt. Und zwar müßte diese Entwicklung aus den höher organisierten Gymnospermen angenommen werden, da die *Cycadales* und *Ginkgoales*, ebenso wie die Archegoniaten, ihren Bauchkanalkern stets bei oder nach der Befruchtung verkümmern lassen, während die Bauchkerne bei den Angiospermen das Endosperm bilden sollen. Nun sind bei den Koniferen nur vereinzelte Fälle bekannt, eigentlich nur *Thuja*, in denen aus dem Bauchkanalkern ein mehrzelliges Gewebe gebildet wird. Zu einer Homologisierung dieses kleinen Gewebes mit dem Endosperm der Angiospermen wurde PORSCH vor allem dadurch veranlaßt, daß in diesem Falle der Bauchkanalkern vorher mit dem zweiten Spermakern verschmilzt, so daß hier also ein Analogon zur doppelten Befruchtung der Angiospermen angenommen werden könnte.

Also auch bei der Theorie von PORSCH wird der Embryosack der Angiospermen aus ganz spezialisierten Verhältnissen hochentwickelter Gymnospermen abgeleitet. Dadurch aber steht und fällt diese Theorie mit der Annahme einer direkten Ableitung der Angiospermen aus hochentwickelten Gymnospermen.

Es ist andererseits aber PORSCH das große Verdienst nicht abzusprechen, daß er den phylogenetischen Gedankengang strikt durchgeführt hat, indem er schließt: Die Archegoninitiale der Gymnospermen teilt sich in die Mutterzelle für die Halszellen und die Zentralzelle; aus der ersteren entstehen die Halszellen des Gymnospermenarchegons, aus der letzteren Eikern und Bauchkanalkern. Die ältere Auffassung von TREUB, die die Synergiden ebenfalls als Halszellen, homolog denen des Gymnospermenarchegoniums, ansah, krankt an dem Fehler, daß sie die Polkerne als Prothalliumkerne ansieht, trotzdem sie erst nach Abgabe der Halsmutterzelle von der Mutterzelle des Eikerns (= Zentralzelle) abgegeben werden. Daß der Mutterkern des Eikerns, nachdem er schon zum spezialisierten Archegonkern geworden ist, was sich durch die stattgefundene Abgabe der Halsmutterzelle doch erweisen würde, noch einmal Prothalliumkerne abgeben soll, läuft einem phylogenetischen Denken zuwider.

Wie ein großer Teil der Systematiker auf Grund der Diploidgeneration, habe ich auf Grund der Entwicklung der Haploidgeneration den Standpunkt vertreten, daß sich die Angiospermen nicht aus spezialisierten Gymnospermen entwickelt haben. Die Theorie von PORSCH ist aber nur für diejenigen annehmbar, die

sich seiner Auffassung über die Entstehung der Angiospermen aus höher stehenden Gymnospermen anschließen.

Ich möchte aber weiter die Frage aufwerfen: Weshalb wird bei den Chalazogamen, falls die Deutung von PORSCH zu Recht besteht, nicht das chalazale Archegonium befruchtet, wie es doch das natürlichste sein müßte? Man kann nicht einwenden, daß die topographische Anordnung eine Entwicklung zum Embryosack hindere. Es sind mehrere Fälle bei den Angiospermen bekannt, in denen in einer Samenanlage zwei untereinanderliegende Embryosäcke sich entwickelt haben. Es findet dann beim chalazalen Embryosack Umkehrung der Polarität statt, so daß dessen Eiapparat an der Chalaza liegt. In solchen Fällen, z. B. bei *Ulmus americana*, kann es sogar zur Befruchtung des chalazalen Eiapparates des unteren Embryosackes kommen, da bei *Ulmus* bekanntlich Chalazogamie stattfindet. In normalen Fällen ist jedoch trotz Chalazogamie, ja selbst bei Entleerung der Spermakerne in die Antipoden *(Nigella arvensis)*, niemals Embryobildung beobachtet worden.

Ich komme nun zu der von mir vertretenen Auffassung, daß die eine Synergide homolog dem Bauchkanalkern ist. Der ausschlaggebende Unterschied zwischen der Auffassung von PORSCH und der meinigen liegt darin, daß PORSCH den oberen Polkern als Bauchkanalkern ansieht, während ich die eine Synergide hierfür anspreche, oder auf eine andere Formel gebracht: PORSCH hält Eikern und oberen Polkern für Schwesterkerne, während ich Eikern und einen Synergidenkern als solche anspreche. Infolgedessen sieht PORSCH andererseits die beiden Synergidenkerne als Schwesterkerne an, während ich den anderen Synergidenkern als Schwesterkern des Polkerns betrachte.

Welche dieser beiden Anschauungen den Vorzug verdient, hängt demgemäß davon ab, ob es möglich ist, den Nachweis zu erbringen, ob die Synergiden Schwesterzellen sind oder nicht.

Ich gebe gern zu, daß die morphologische Gleichartigkeit der Synergiden sehr für die Annahme zu sprechen scheint, daß es sich hier um Schwesterzellen handelt. Eine solche Annahme wäre jedoch völlig unzulässig; man braucht sich nur vor Augen zu halten, wie die Antipoden bei den Rubiazeen und vielen Kompositen aussehen. Hier finden wir nämlich eine untere, riesige, langgestreckte Antipodenzelle und darüber zwei sehr kleine Antipoden, die man als „Halszellen“ des Antipodenapparates ansehen könnte. Es ergibt sich aber ganz klar aus der Entwicklungsgeschichte, daß diese beiden „Halszellen“ nicht Schwesterzellen sind, sondern daß die Riesenantipode die Schwesterzelle einer der „Halszellen“ darstellt.

Ferner spricht schon die Tatsache, daß bei der Befruchtung normalerweise nur eine Synergide in Frage kommt, und trotzdem beide Synergiden ausgebildet werden, sehr gegen eine solche Annahme. Wir müssen bedenken, daß der Embryosack der Angiospermen ein äußerst reduziertes Prothallium darstellt, und daß die zahlreichen verschiedenen Typen der Embryosackentwicklung immer neue Versuche darstellen, den Entwicklungsgang weiter zu verkürzen. Da ist doch die Frage sehr berechtigt, weshalb fällt die Teilung der hypothetischen Synergidenmutterzelle nicht aus, da doch diese selbst die Funktion der einen Synergide übernehmen könnte.

Es kommt also darauf an, festzustellen, was wird im vierkernigen Embryosack aus den beiden oberen Kernen? Wenn wir uns die Vorgänge bei der letzten Kernteilung im oberen Teile des Embryosackes klarmachen, werden wir sehen, daß hier sehr schwierige Verhältnisse vorliegen.

Wir haben bei dieser letzten Teilung und der nachfolgenden Zellabgrenzung folgende drei vollkommen getrennte Phasen zu unterscheiden:

1. Die Spindelbildung mit Kernteilung,
2. das Stadium der freien Kerne und
3. den Vorgang der Zellbildung.

Im vierkernigen Embryosack liegen die beiden mikropylar gelegenen Kerne entweder nebeneinander oder untereinander. Das Nebeneinanderliegen der Kerne scheint der häufigere Zustand zu sein, wie sich aus den zahlreichen Abbildungen in der Literatur ergibt. Nur für sehr langgestreckte und schmale Embryosäcke überwiegt das Untereinanderliegen der Kerne im vierkernigen Embryosack.

Bei der nun einsetzenden Kernteilung liegen in diesem Falle entweder die Spindeln mehr oder weniger parallel, oder aber sie kreuzen sich miteinander, so daß wir dies folgendermaßen ausdrücken können: **II** oder ×. Liegen die Kerne an der Mikropyle untereinander, so wird diese Teilung im Extrem folgendermaßen ausfallen: **T**.

Zwischen beiden Typen gibt es jedoch zahlreiche Übergänge. Wollten wir nun vorzeitig urteilen, so würden wir sagen: Nach dem erstgenannten Teilungsmodus sind die Synergiden keine Schwesterkerne, nach dem zweiten Teilungsmodus sind sie Schwesterkerne. Tatsächlich sucht z. B. LANGLET (1927), indem er die letzteren Fälle auswählt, meine Theorie zu entkräften. Aber selbst hier bringt er in Abb. 1a, b, c kreuzweis gestellte Spindeln, die ohne Zweifel für meine Ansicht sprechen würden. Andererseits liegt der obere Kern der senkrechten Spindel, auch wenn die Teilung

ganz ausgesprochen nach dem letzten Schema vor sich geht, häufig in der gleichen Höhe wie die beiden Tochterkerne der quer gestellten Spindel (vgl. z. B. PALM 1915 S. 153, Fig. 32b oder BROWN und SHARP 1911 Taf. X, Fig. 8 und 22). Ja, es kann sogar vorkommen, daß aus der Spindellage T die Spindellage + wird, so daß der eine Tochterkern der senkrechten Spindel am weitesten nach oben rückt.

Die Lage der Spindeln führt also nicht zu einem eindeutigen Ergebnis. Wollte man hieraus Schlüsse ziehen, so müßte man sagen: Meistens scheinen Eikern und eine Synergide Schwesterkerne zu sein, sehr häufig aber scheinen beide Synergiden Schwesterzellen zu sein. Da bei der gleichen Pflanze die Spindellage variieren kann, müßte man annehmen, daß es ganz vom Zufall abhinge, ob das eine Mal der eine, das andere Mal der andere Fall einträte. Hieraus ergibt sich zweifellos: Die Lage der Spindel beim letzten Teilungsschnitt im Embryosack läßt sich nicht zur Entscheidung heranziehen, welcher Abstammung die Synergiden sind.

Wir kommen nun zum Stadium der freien Kerne im Embryosack. Es ist also zunächst festzustellen, daß die Spindeln des letzten Teilungsschrittes vollkommen verschwinden, und nun die vier Kerne im mikropylaren Teil des Embryosackes (natürlich ebenso diejenigen im chalazalen Teil) frei im Plasma liegen. Es handelt sich hier um ein Stadium, welches verhältnismäßig schnell vorübergeht, so daß es gegenüber anderen Stadien relativ selten gefunden wird. Es wäre natürlich vollkommen verfehlt, wenn man aus der Lage der freien Kerne auf ihren Mutterkern schließen wollte, indem man z. B. annimmt, die einander zunächstliegenden Kerne seien Tochterkerne. In diesem Stadium findet eine Wanderung der Kerne statt, wodurch dann der Eiapparat als besondere Dreiergruppe sich aus der Vierergruppe der mikropylaren Kerne heraussondert. Der Eiapparat selbst gliedert sich in zwei nebeneinanderliegende Synergidenkerne und einen darunterliegenden Eikern, während vorher die Kerne nicht eine solche feste Lagerung eingenommen hatten. Mit der Einnahme der definitiven Lage kann man manchmal eine Größenveränderung der Kerne beobachten, wie sie ja am reifen Embryosack häufig ausgeprägt ist. Die Kerne der Synergiden sind dann meistens kleiner, während Eikern und Polkern meist von derselben Größe sind. Auch hier könnte man sich verleiten lassen, aus der sekundär erfolgten Größenänderung der Kerne zu schließen, daß die kleinen Kerne von dem einen Mutterkern, die größeren von dem anderen abstammen müßten. Dann müßte man doch mit der

gleichen Berechtigung fordern, daß im vierkernigen Embryosack die oberen beiden Mutterkerne verschiedene Größe haben müßten.

Daß das Stadium der acht freien Kerne im Embryosack nicht zur Entscheidung der Abstammung der Synergiden herangezogen werden kann, dürfte außer allem Zweifel stehen, da in diesem Stadium Wanderungen der freien Kerne stattfinden.

Wir kommen nun zum dritten Stadium, dem Vorgang der Zellbildung beim Eiapparat. Hier haben wir zwei Fragen zu unterscheiden, nämlich: 1. welche Zellwände werden gebildet und 2. zwischen welchen Kernen wird der Phragmoplast, wenn ein solcher überhaupt angelegt wird, zuerst sichtbar sein?

In der Literatur kennen wir bisher außerordentlich wenig Beispiele für diese Zellplattenbildung; als wirklich prägnantes kenne ich eigentlich nur die Abb. 87, Taf. III bei FRISENDAHL (1912). Man ersieht hieraus, daß die Zellplatte zwischen allen 4 Kernen am Mikropylarteil des Embryosackes gleichzeitig angelegt wird. Es werden also Zellwände nach dem simultanen Typus gebildet:

1. zwischen den beiden Synergiden,
2. zwischen Eizelle und den beiden Synergiden und
3. zwischen dem oberen Polkern und dem Eikern, sowie beiden Synergiden.

Aus der Zeichnung dürfte sich ergeben, daß alle Wände gleichzeitig gebildet werden; sollte aber z. B. zwischen den beiden Synergiden zuerst ein Phragmoplast sichtbar werden, so kann dies natürlich in keiner Weise zu irgendwelchen Schlüssen auf die gemeinsame Herkunft der beiden Synergidenkerne verleiten.

Wenn man solche Schlüsse ziehen wollte, müßte man auch bei der Zellbildung im protoplasmatischen Wandbelag des Endosperms die Tochterkerne identifizieren können. Hier könnte man sogar den entgegengesetzten Schluß ziehen, daß zwischen den jeweiligen Tochterkernen die Zellwand erst später angelegt wird (vgl. die Abbildungen vom Endosperm von *Reseda odorata* im Bonner Lehrbuch).

Es dürfte daher auch darin Übereinstimmung herrschen, daß die Anlage des Phragmoplasten keine Schlüsse auf die Abstammung der Synergidenkerne zuläßt.

Es muß also versucht werden, auf andere Weise den Beweis zu erbringen, daß aus einem Mutterkern (= Zentralkern) Eizelle und eine Synergide hervorgehen.

Ein solches Beispiel findet sich bei FRISENDAHL (1912) angegeben. Bei *Myricaria germanica* finden sich sehr oft fünfkernige Embryosäcke, und FRISENDAHL erklärt ihre Entstehung aus dem

vierkernigen Embryosack so: „Die Tochterkerne des oberen Kerns bilden sich gewöhnlich als Eizelle bzw. die einzige Synergide aus, die drei unteren Kerne werden zu zwei Polkernen und einer Antipode“.

FRISENDAHL hat zwar auch fünfkernige Embryosäcke mit einem vollständigen Eiapparat gefunden; diese lassen sich aber dadurch erklären, daß der chalazale Kern des zweikernigen Embryosackes sich nicht weiter entwickelt hat, während sich im oberen Teil die normalen vier Kerne gebildet haben. Ein Unterbleiben der Teilung der unteren Kerne des Embryosackes wurde bei *Myricaria* häufig beobachtet und dürfte daher die nächstliegende Erklärung bieten.

Ein zweites Beispiel: Nach PALM (1915) findet man bei *Piper subpeltatum* zuweilen, daß im Vierkernstadium des Embryosackes drei Kerne gegen das Chalazaende des Embryosackes gedrängt werden; für das mikropylare Ende bleibt also nur ein Kern übrig. Wie sich die Entwicklung eines solchen Embryosackes in der Folge gestaltet, geht aus dem Funde eines fünfkernigen Embryosackes hervor. Nur eine Synergide und eine Eizelle, zwei Polkerne und eine kräftig entwickelte Antipode waren vorhanden. Ohne Zweifel hatte sich hier nur der obere Kern (Zentralkern!) in Synergide + Eizelle geteilt.

Als weiteren Beweis für meine Theorie möchte ich das Verhalten der Embryosäcke bei den Plumbaginaceae anführen, auf das ich schon früher (1926) eingegangen bin, ohne daß es anscheinend von LANGLET oder anderen Vertretern einer gegenteiligen Anschauung berücksichtigt wurde. Nach den Untersuchungen von DAHLGREN (1916) besitzen die Plumbaginaceae einen vierkernigen Embryosack. Der oberste Kern funktioniert als Eikern, der unterste als Antipodenkern, die beiden mittleren als Polkerne. Ich habe schon (1926 S. 646) hervorgehoben, daß dieser Embryosacktypus dadurch zustande kommt, daß die dritte synchrone Teilung im Embryosack ausfällt, und demgemäß die Eizelle eigentlich die Zentralzelle darstellt, also die Mutterzelle für die Eizelle und die eine Synergide. Würden wir annehmen, daß die Synergiden Schwesterzellen wären, so müßte der oberste Kern der Synergidenmutterkern, der zweite der Mutterkern vom Ei- und oberen Polkern sein. Es müßte also ohne Zweifel der Synergidenmutterkern als Synergide und nicht als Eizelle fungieren; befruchtet werden müßte dann der zweite Kern, der in der Tat jedoch als oberer Polkern funktioniert. Wir erkennen leicht, daß die Verhältnisse bei *Piper subpeltatum* und *Myricaria germanica* sich vom Plumbaginaceentypus nur durch

die Teilung des Zentralkerns unterscheiden. Der Vorgang, daß der Mutterkern die Funktion des wichtigsten Tochterkerns übernimmt, ist in der Entwicklung der Haploidgeneration sehr gewöhnlich; ich erinnere nur an die tenuinuzellaten Samenanlagen, bei denen die Teilung der Archesporzelle in Schichtzelle und Embryosackmutterzelle unterbleibt, und die Archesporzelle direkt als Embryosackmutterzelle fungiert. Auch die sämtlichen Reduktionsvorgänge in der Embryosackentwicklung sind auf dieses Prinzip zurückzuführen. Es besteht aber gar kein Grund zu der Annahme, daß der Synergidenmutterkern, der also schon vollkommen differenziert ist, als Eizelle funktionieren sollte, während der Eimutterkern, der doch die spezifischen Anlagen für die Eizelle führt, diese Funktion nicht übernehmen sollte.

Ich komme nunmehr zu dem fünfkernigen Embryosack von *Moringa*. Im vierkernigen Embryosack teilt sich nur noch ein mikropylargelegener Kern, von welchem RUTGERS (1923) annimmt, daß es der Synergidenmutterkern sei. Ich bin jedoch der Ansicht, daß hier eine Teilung des Zentralkerns in Ei- und Synergidenkern vorliegt, während die zweite Synergide dem Mutterkern von Synergide und Polkern entspricht. Wie ich schon auseinandergesetzt habe, läßt sich weder für die eine noch die andere Anschauung ein direkter Beweis erbringen. Nachdem aber im vierkernigen Embryosack tatsächlich in manchen Fällen nur die Teilung eines einzigen Kerns festgestellt wurde, aus dem sich dann Eizelle und eine Synergide bildeten, dürfte eine große Wahrscheinlichkeit vorliegen, daß dies auch für *Moringa* zutrifft.

Früher habe ich auch als Beweis für meine Anschauung das Verhalten der sechzehnkernigen Embryosäcke der Peperomien, die ich als primitiv glaubte ansehen zu müssen, angeführt. Dort wird bekanntlich nur eine Synergide und eine Eizelle gebildet, die zweifellos — ich verweise hier auf die Arbeit von ABELE (1923), die in Marburg unter CLAUSSENs Leitung angefertigt wurde — Schwesterzellen sind. Ich sehe aber heute den Embryosack von *Peperomia* als aus vier primären Embryosäcken vom Typus der Plumbaginaceen bestehend an. Wenn wir also dort an der Mikropyle nur zwei Zellen finden, so spreche ich diese als Mutterzelle von Ei und einer Synergide einerseits und als Mutterzelle von Polkern und zweiter Synergide andererseits an, wofür ich als Analogie auf die Plumbaginaceen hinweisen kann; man könnte jedoch auch annehmen, daß die als Eizelle fungierende Zelle die Mutterzelle von Eikern und Polkern sei, während die andere die Synergidenmutterzelle wäre. Beweisen läßt sich weder das eine noch das andere,

und daher kommen die sechzehnkernigen Embryosäcke der Peperomien für das vorliegende Problem nicht mehr in Betracht. Ich möchte nur kurz noch die Deutung für die sechs bei den meisten Peperomien gefundenen „Antipodenzellen“ geben: Es handelt sich hier um die drei Paare von Mutterzellen, wie sie als viertes Paar an der Mikropyle vorkommen. Durch die von mir gegebene Deutung als einerseits die Zentralzelle, andererseits die Mutterzelle von Polkern und zweiter Synergide, wird auch die sehr spät auftretende Zellabgrenzung verständlich und die relativ lange Erhaltung der morphologisch gar nicht als solcher differenzierten „Synergide“.

Die sechzehnkernigen Embryosäcke bestehen, darüber dürfte Einstimmigkeit herrschen, aus der Kombination von vier aus vier Makrosporen entstandenen Prothallien. Ich möchte daher hierfür den Namen Synthallium vorschlagen und diese sechzehnkernigen Embryosäcke als „synthallische Embryosäcke“ bezeichnen.

Die Bildung der Embryosäcke von *Peperomia* ist also dadurch gekennzeichnet, daß, wie bei den Plumbaginaceae, die dritte synchrone Teilung im Embryosack fortfällt; während die sechzehnkernigen Embryosäcke der Euphorbiaceae usw., die zwei Synergiden, einen Eikern und einen Polkern viermal besitzen, dadurch gekennzeichnet sind, daß sich im ursprünglichen einkernigen Stadium nur der mikropylare Teil des Embryosackes entwickelt hat.

Wir kommen nun zu den Podostemonaceae. Diese bilden nur einen vierkernigen Embryosack aus, und zwar nicht nach dem Plumbaginaceentypus, bei dem also die letzte synchrone Teilung im Embryosack fortfällt, sondern nach dem Oenotherentypus, bei dem sich also nur der mikropylare Teil des Embryosackes entwickelt. Dies geht sowohl aus der Bildung des Eiapparates hervor, als auch besonders noch daraus, daß bei *Lawia ceylanica* der untere Kern im zweikernigen Embryosack zwar gebildet wird, sich aber nicht mehr teilt und später degeneriert. Während nun die übrigen Podostemonaceae die mikropylare Vierergruppe von freien Kernen bilden, aus denen sich der Eiapparat und der einzige Polkern differenzieren, erfolgt bei *Dicraea elongata* nach jeder Kernteilung im Embryosack sofort Zellbildung. Die Kernteilungen in den zuerst gebildeten zwei Zellen erfolgen ferner nicht mehr gleichzeitig, so daß wir hier in ganz einwandfreier Weise die Bildung des Eiapparates sehen, wie es sich auch abgespielt haben muß, als das Prothallium der Angiospermen noch nach dem zellularen Typus angelegt wurde. Bei *Dicraea* teilt sich nämlich von den beiden zuerst gebildeten Zellen zunächst die obere und bildet sofort eine Zellwand zwischen

den Tochterkernen. Diese beiden neuen Zellen sind die eine Synergide und die Eizelle. Dann erst teilt sich die untere Zelle und liefert zwei gleichartige Zellen. Es steht außer allem Zweifel, daß hier Eizelle und die einzige Synergide Schwesterzellen sind, und ebenso, daß die beiden andern Zellen der mikropylaren Vierergruppe Schwesterzellen sind.

Ich hatte bisher für einen einzigen Fall zugegeben, daß die beiden Synergiden Schwesterkerne seien, nämlich für *Podostemon subulatus*. Auf Grund kritischer Prüfung bin ich auch für diesen Fall nunmehr zu der Überzeugung gekommen, daß absolut kein Beweis für eine solche Annahme vorhanden ist. Bei *Podostemon* bildet sich der zweikernige Embryosack, der also im Gegensatz zu *Dicraea* zwei freie Kerne enthält. Dann findet in beiden Kernen Teilung statt, wie man an der Aussonderung der Chromosomen erkennt (vgl. MAGNUS 1913 Abb. 28). Es kann gar keinem Zweifel unterliegen, daß nunmehr ein Embryosack mit vier freien Kernen entsteht! Welche beiden Kerne sich zu den beiden Synergiden entwickeln, läßt sich, wie ich oben bereits dargetan habe, absolut nicht sagen. Es folgt nun das Stadium der Zellwandbildung, und ein solches Stadium gibt MAGNUS in Abb. 29 wieder. Wir sehen hier eine untenliegende Zelle, deren Kern als Polkern anzusehen ist. Eine darüberliegende Zelle, die Eizelle, und eine oberste Zelle, von der MAGNUS angibt, daß die oberen Protoplasten (die sich zu Synergiden entwickeln) noch ungesondert seien. Es hat also sich schon eine Zellwand gebildet zwischen dem Eikern und dem Polkern einerseits und dem Eikern und der zweikernigen Synergidenzelle andererseits. Ich möchte betonen, daß gerade von den Gegnern meiner Anschauung hervorgehoben wird, daß die frühzeitige Zellplattenanlage zwischen den Synergidenkernen die Schlußfolgerung zulasse, daß diese Schwesterkerne seien. Es ist nun durchaus nicht der Beweis geliefert, daß die Teilung der beiden oberen Kerne bei *Podostemon* später erfolgt sei, als die der beiden unteren, sondern wir haben ohne jeden Zweifel eine synchrone Teilung im zweikernigen Embryosack, wie sich aus Abb. 28 bei MAGNUS ergibt. Infolgedessen muß ein Embryosack entstehen mit vier freien Kernen. Ist man der Auffassung, die Synergiden seien Schwesterkerne, und dies ließe sich aus der Phragmoplastenbildung ersehen, so müßte nun gleichzeitig zuerst die Zellwand zwischen Eikern und Polkern einerseits und zwischen den beiden Synergidenkernen andererseits entstehen, und dann erst die Zellwand zwischen Eikern und Synergidenkernen. Dies ist aber tatsächlich nicht der Fall, wie wir gesehen haben. Es hat übrigens in diesem Embryo-

sack vor der Ausbildung der Zellplatten, wie wir dies auch sonst finden, eine Differenzierung der Kerne stattgefunden, indem schon jetzt der Polkern wesentlich kleiner ist als der Eikern, während die Synergidenkerne einander ähnlich sind. Wenn man aus der Ähnlichkeit der Synergidenkerne schließen wollte, daß sie Schwesterkerne seien, so müßte man mit dem gleichen Recht aus der Unähnlichkeit von Eikern und Polkern schließen, daß sie keine Schwesterkerne sind. Hiermit scheidet der einzige Fall, der mir früher für die Abstammung der beiden Synergiden aus einem Mutterkern zu sprechen schien, völlig aus.

Zusammenfassend möchte ich also sagen: Auf der einen Seite ist bisher kein Beweis dafür erbracht worden, daß die Synergiden Schwesterkerne sind, andererseits habe ich mehrere Fälle anführen können, in denen nur eine Synergide gebildet wird, und zwar gleichzeitig mit der Eizelle aus der gleichen Mutterzelle (dem Zentralkern). Dadurch dürfte die Anschauung von PORSCH widerlegt sein, ganz abgesehen davon, daß seine Theorie die Abstammung der Angiospermen aus hochspezialisierten Gymnospermen voraussetzt.

Sind aber die Eizelle und die eine Synergide Schwesterzellen, so ergibt sich, daß diese eine Synergide dem Bauchkanalkern der Archegoniaten entspricht, und daß somit die Eizelle und die zugehörige Synergide ein reduziertes Archegonium darstellten. Die zweite Synergide ist dann die Schwesterzelle des oberen Polkerns. Diese beiden Kerne habe ich bisher als Prothalliumkerne angesehen und dementsprechend das Endosperm ebenfalls als Prothalliumgewebe. Ich bin aber jetzt zu einer anderen Anschauung gekommen. Ich sehe nunmehr die zweite Synergide in Gemeinschaft mit dem oberen Polkern als ein zweites reduziertes Archegonium an. Die zweite Synergide ist dann die Bauchkanalzelle des oberen Polkerns, der entwicklungsgeschichtlich einem Eikern entspricht.

Diese Annahme gibt uns eine befriedigende Erklärung für folgende Tatsachen:

1. Das Erhaltenbleiben der zwei gleichwertigen Spermakerne bei den Angiospermen. Hätte der zweite Spermakern nur die Funktion, als übriggebliebener Kern mit dem oberen Polkern zu verschmelzen, wie es der untere Polkern tut, so könnten wir mit Sicherheit annehmen, daß er im Laufe der Entwicklung funktionslos geworden wäre, eine Tendenz, die bei den Gymnospermen in besonderer Weise zur Geltung kommt. Wir wissen aber andererseits, daß bei den Cupressaceae, wo die schwesterlichen Spermakerne des gleichen Pollenschlauches benachbarte Archegonien befruchten, beide Spermazellen gleichwertig bleiben.

2. Die Entwicklungserregung für das Endosperm. Unter der Annahme, daß der obere Polkern in Wirklichkeit ein Eikern ist, wird uns verständlich, daß die Entwicklung des Endosperms von der Befruchtung durch den Spermakern abhängig ist. Daß die Entwicklungserregung nicht einfach die Folge einer unspezifischen Kernverschmelzung ist, ergibt sich daraus, daß eine Verschmelzung der beiden Polkerne vor der Befruchtung keine Entwicklungserregung ausübt. Wir haben es hier also mit der spezifischen Wirkung des Spermakerns auf einen Eikern zu tun und müssen daher das Endosperm als zweiten Embryo auffassen.

3. Die Achtkernigkeit des normalen Embryosackes. Es wird allseitig anerkannt, daß der Grundtypus des angiospermen Embryosackes achtkernig ist. Wenn nun der Embryosack der Angiospermen normalerweise zwei zweikernige Archegonien bilden soll, so muß er notwendigerweise, sofern er überhaupt noch ein Prothallium zu diesen Archegonien bildet, acht Kerne ausbilden, da jedem Archegoniumkern infolge der Polarität des Embryosackes ein Prothalliumkern entspricht.

4. Die Abgrenzung und gleiche Ausbildung der zweiten Synergide. Da es sich bei beiden Synergiden um homologe, der gleichen Funktion dienende Zellen handelt, so ist auch das Vorhandensein von zwei gleich gestalteten Synergiden erklärt.

Daß von den beiden angelegten Embryonen nur einer sich definitiv weiterentwickelt, während der andere mehr oder weniger früh resorbiert wird, kann uns nicht überraschen, da wir sowohl bei den Gymnospermen als auch bei manchen Angiospermen sehen, daß trotz vorhandener Polyembryonie nur ein einziger Embryo im Wettkampf Sieger bleibt.

Ich möchte noch darauf hinweisen, daß auf Grund meiner Homologisierung nunmehr die Tatsache der „doppelten Befruchtung“ der Angiospermen im wahrsten Sinne des Wortes zu Recht besteht.

Zusammenfassung.

Ich komme also zu folgender Anschauung: Ausgehend von dem Nachweis, daß die Eizelle und die eine Synergide Schwesterzellen sind, ist diese Synergide als Bauchkanalzelle anzusehen und Eizelle und Synergide zusammen als reduziertes Archegonium. Die zweite Synergide und der obere Polkern sind ebenfalls Schwesterkerne bzw. -zellen und stellen ein zweites reduziertes Archegonium vor. Die Eikerne beider Archegonien werden befruchtet und bilden zwei Embryonen, von denen der eine — das Endosperm — von dem anderen früher oder später verdrängt wird.

60. A. Ernst: Zur Vererbung der morphologischen Heterostyliemerkmale.

(Eingegangen am 18. Oktober 1928. Vorgetragen in der Oktobersitzung.)

Das lebhafte Interesse, das die Botaniker seit 1877, dem Ausgabejahr von CH. DARWINs umfassendem Werk über „Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art", der Heterostylie entgegenbringen, deckt immer neue Seiten des komplizierten Problemes auf. 1925 hat G. v. UBISCH in einer monographischen „Genetisch-physiologischen Analyse der Heterostylie" speziell die genetisch-physiologische Seite des Gesamtproblemes dargelegt und diskutiert. Verschiedene, damals noch schwebende Fragen haben inzwischen eingehende Behandlung erfahren, neue Fragen sind gestellt und deren Beantwortung versucht worden. Für die erneute Aktualität des ganzen Fragenkomplexes der Heterostylie ist bezeichnend, daß 1927 am Internationalen Kongreß für Vererbungswissenschaft in Berlin nicht weniger als fünf Vorträge zur Heterostyliefrage gehalten worden sind.

Im nachfolgenden soll nur von einigen der neuesten Arbeiten über Heterodistylie kurz die Rede sein. Für Vertiefung des morphologischen Studiums der Heterostyliemerkmale im Zusammenhang mit Plastik und Diagrammatik der Blüten setzt sich J. C. SCHOUTE (1928) ein. G. A. LEWITSKY (1928) tritt mit biometrisch-geographischen Untersuchungsmethoden der Beantwortung der Frage nach der Entstehung der Heterostylie bei *Anchusa officinalis* näher. Den Untersuchungen über Fertilität und Vererbung der Heterostylie, die von G. v. UBISCH (1923, 1925) an *Primula malacoides* durchgeführt worden sind, reihen sich die kurzen Angaben von R. J. GARBER and K. S. QUISENBERRY (1927 a u. b) über Selbstfertilität und Vererbung der Griffellänge beim Buchweizen sowie die Arbeiten des Verfassers dieser Mitteilung (vgl. A. ERNST, 1925 a u. b, 1928) über Fertilität und Vererbung von *Pr. hortensis* und verwandten Naturformen an. E. LEHMANN (1928) gibt in der Bearbeitung des Kapitels Heterostylie in dem im Erscheinen begriffenen Handbuch der Vererbungswissenschaft eine eingehende Darstellung der Vererbung der Heterostylie unter Berücksichtigung der eben genannten Untersuchungen.

Die durch die Untersuchungen von G. V. UBISCH und des Referenten aufgedeckten genetischen Besonderheiten von *Primula-*

Arten sind in anderen Verwandtschaftskreisen mit Heterodistylie noch nicht nachgewiesen worden. In einer anderen, viel untersuchten heterostylen Gattung, bei *Linum*, dürften sie nach den Untersuchungen von F. LAIBACH (u. a. 1925, 1927, 1928) sogar sehr wahrscheinlich fehlen. Obschon es, um seine eigenen Worte zu gebrauchen, nicht immer angeht, „am eigenen Material gewonnene Ergebnisse zu verallgemeinern und zur Entscheidung prinzipieller Fragen zu verwenden", begnügt sich F. LAIBACH in der vergleichenden Gegenüberstellung seiner eigenen Resultate und derjenigen von G. v. UBISCH und des Referenten nicht damit, „von einem andern Objekt aus die zu weitgehenden Schlußfolgerungen einzuschränken", sondern glaubt, auch die Richtigkeit der am andern Untersuchungsobjekt gemachten Beobachtungen direkt in Frage stellen zu dürfen. Dieser Art der wissenschaftlichen Diskussion muß schließlich entgegengetreten werden. In erster Linie und mit vollem Nachdruck wende ich mich gegen die von F. LAIBACH (1928, S. 182) auf Grund seiner Untersuchungen an *Linum*-Arten an meiner Theorie der bifaktoriellen Vererbung der Heterostylie geübte Kritik und seinen Versuch ihrer „Widerlegung".

Nach den Untersuchungen von W. BATESON und R. GREGORY (1905) beruht die Ausprägung des Blütendimorphismus von *Pr. sinensis* auf der Auswirkung eines Faktorenpaares. Spätere Untersuchungen haben ergeben, daß der von W. BATESON und R. P. GREGORY aufgestellten Formulierung der Lang- und Kurzgriffel und des Erbganges der Heterostylie eine weit über den untersuchten Spezialfall hinausgehende Gültigkeit zukommt. Die Langgriffel sind rezessive Homozygoten *aa*, die meisten Kurzgriffel Heterozygoten *Aa*, aus denen durch Selbstbestäubung auch *AA*-Kurzgriffel ihren Ursprung nehmen können. Sehr wahrscheinlich bedeutet nun, wie ich 1925 ausführte, dieser erste und einfachste Erklärungsversuch nur einen weiten Rahmen, in welchen sich die Vererbungserscheinungen der Heterostylie in den einzelnen, systematisch zum Teil weit auseinanderstehenden Gruppen der Heterostylen mit zahlreichen Variationen und Komplikationen einfügen. Als eine solche Komplikation des Vererbungsvorganges ist die Aufspaltung der Merkmale des Androeceums und des Gynaeceums zugleich umfassenden Merkmalkomplexe „langgrifflig" und „kurzgrifflig" in sich getrennt vererbende Merkmale des Gynaeceums und des Androeceums aufzufassen, die für *Pr. hortensis* und *Pr. viscosa* beschrieben worden ist.

Die Besprechung meiner Arbeitshypothese, welche durch die 1925 und 1928 aufgezeigten empirischen Resultate eine volle Be-

stätigung gefunden hat, leitet F. LAIBACH zur Vorbereitung seines nachfolgenden Widerlegungsversuches mit dem bezeichnenden Satze ein: „ERNST (1925) nimmt allerdings jetzt an, daß Lang- und Kurzgriffel sich durch mindestens zwei Faktoren unterscheiden". Meine Formulierung des Erbganges der Heterostylie geht nämlich von folgenden Voraussetzungen aus: A = kurzer Griffel, a = langer Griffel; B = hohe Stellung der Antheren, b = tiefe Stellung der Antheren. Normale Langgriffel sind demnach *aabb* und erzeugen ausschließlich Gameten *ab*. Die gewöhnlichen Kurzgriffel sind Heterozygoten *AaBb*. Sie produzieren infolge starker Koppelung fast ausschließlich *ab*- und *AB*-Gameten, die mit den *ab*-Gameten der Langgriffel wieder die normalen Langgriffel *aabb* und die Kurzgriffel *AaBb* hervorbringen. Infolge *Crossing-over* zwischen den *AB*- und *ab*-Chromosomen entstehen gelegentlich *aB*- und *Ab*-Gameten, durch deren Vereinigung mit *ab*- und *AB*-Gameten von Kurzgriffeln direkt oder indirekt homostyle Langgriffel (*aaBb*, *aaBB*) mit langem Griffel und hochstehenden Antheren und homostyle Kurzgriffel (*Aabb*, *AAbb*) mit kurzem Griffel und tiefstehenden Antheren gebildet werden können. „Die homostylen Formen müssen also nach ERNST", fährt nun F. LAIBACH in der Entwicklung seines Widerlegungsversuches fort, „die Griffel der einen und die Staubblätter der andern Form besitzen, dann müßte aber z. B. ein homostyler Langgriffel Pollen erzeugen, der in morphologischer und physiologischer Beziehung mit Kurzgriffelpollen übereinstimmt." Mit dieser Folgerung, die ich selbst niemals gezogen habe, und die für *Primula* nachweisbar nur teilweise richtig ist[1]), leitet F. LAIBACH von den Resultaten der Untersuchungen an *Primula* auf seine eigenen Befunde bei *Linum austriacum* über.

F. LAIBACH züchtet seit Jahren eine fast homostyle Rasse, die durch Selbstbestäubung fortgepflanzt wird. In einer bestimmten Kreuzungsfolge erhielt er 1927 einen so ausgesprochen homostylen Langgriffel, wie er ihn bis dahin noch nicht getroffen hatte. Die Stamina seiner sämtlichen Blüten besitzen die gleiche Länge wie diejenigen kurzgriffliger Pflanzen derselben Kreuzung, während die normalen Langgriffel viel kürzere Staubblätter aufweisen.

Die Pollenkörner der Lang- und Kurzgriffel von *Linum austriacum* lassen sich durch ihre Membranstruktur voneinander

1) Eingehende vergleichende Untersuchungen über die Größenverhältnisse der Pollenkörner und Narbenpapillen bei den hetero- und homostylen Formen meines Versuchsmaterials sind längst im Gang und werden in einer der nächsten Arbeiten eines meiner Mitarbeiter mitgeteilt.

unterscheiden. Die Staubbeutel des homostylen Stockes enthalten nun der Membranstruktur nach ausgesprochenen Langgriffelpollen. Dasselbe gilt auch für die obengenannte annähernd homostyle Rasse, deren Pollen sich überdies von dem der Kurzgriffel physiologisch unterscheidet. „Das scheint mir", schließt F. Laibach seine Beweisführung, „ein sicherer Beweis gegen die Ernstsche Theorie einer bifaktoriellen Vererbung der Heterostylie zu sein". Durch die Resultate einer Untersuchung der Membranstruktur der Pollenkörner einer besonderen Sippe von *Linum austriacum* sollen also die Resultate einer mit allen Vorsichtsmaßregeln der modernen Genetik über Jahre hin durchgeführten Untersuchung über die Vererbung der Griffellänge und der Antherenstellung bei *Primula hortensis* widerlegt sein! Ich nehme davon Abstand, F. Laibachs Folgerungen zu analysieren und im einzelnen zu widerlegen. Nützlicher dürfte es sein, durch die Zusammenfassung der wichtigsten Resultate meiner Untersuchungen zur Vererbung der Heterostylie den Lesern dieser „Berichte" ein eigenes Urteil über deren Umfang und Beweiskraft zu ermöglichen.

I. Ausprägung und Vererbung der Heterostylie in einer Sippe der Gartenaurikel *(Pr. hortensis)*.

Meine genetischen Untersuchungen zur Heterostyliefrage sind durch die eigenartige Zusammensetzung der Nachkommenschaft eines Kurzgriffels der Gartenaurikel veranlaßt worden. Diese Pflanze, M. $11^{\smile}/18$, ist 1918 und 1919 sowohl als Samen- wie als Pollenpflanze zu legitimen Bestäubungen mit andern Gartenaurikeln, zu Kreuzungen mit der Wildform *Pr. hirsuta* All. und schließlich zu Selbstbestäubungen verwendet worden. Ihre Nachkommenschaft aus legitimen Bestäubungen mit Pollen von Langgriffeln bestand im gewohnten Verhältnis von 1 : 1 aus Lang- und Kurzgriffeln[1]). Sie war also heterostyl, dagegen nicht heteranther, denn die Langgriffel dieser Fruchtfamilien zeigten nicht die zu erwartende Tiefstellung der Antheren, sondern die hohe Antherenstellung der Kurzgriffel. Das gleiche Resultat ergab auch die Nachkommenschaft aus sämtlichen legitimen Bestäubungen, bei welchen Pollen von M. $11^{\smile}$ verwendet worden war, während dieselben Mutterstöcke aus Bestäubungen mit andern Kurzgriffeln von *Pr. hortensis, auricula*

---

1) Normale Langgriffel mit langem Griffel und tiefstehenden Antheren werden im nachfolgenden mit n^{-}, normale Kurzgriffel mit kurzem Griffel und hochstehenden Antheren mit $n^{\smile}$ bezeichnet. Homostyle Langgriffel mit langem Griffel und hochstehenden Antheren sind h^{-}, homostyle Kurzgriffel mit kurzem Griffel und tiefstehenden Antheren sind $h^{\smile}$.

und *hirsuta* im richtigen Zahlenverhältnis normale Lang- und Kurzgriffel hervorgehen ließen.

Als Samenpflanze lieferte M. $11^{\smile}$ eine Nachkommenschaft von 396 blühenden Pflanzen, davon waren 185 Langgriffel mit hochstehenden Antheren (homostyle Langgriffel, h^{-}) und 211 normale Kurzgriffel ($\mathrm{n}^{\smile}$) mit kurzem Griffel und hochstehenden Antheren. Die Nachkommenschaft aus Bestäubungen an drei Langgriffeln von *Pr. hortensis* mit Pollen von M. $11^{\smile}$ bestand aus 67 h^{-} und 43 $\mathrm{n}^{\smile}$ Pflanzen, während dieselben Langgriffelpflanzen aus Bestäubungen mit Pollen anderer Kurzgriffel von *Pr. hortensis*, *auricula* und *hirsuta* unter 365 blühenden Nachkommen 177 normale Langgriffel (n^{-}) und 188 normale Kurzgriffel ($\mathrm{n}^{\smile}$) hervorgehen ließen.

Die Entstehung der h^{-}-Pflanzen muß, da diese ausschließlich aus den Verbindungen des Stockes M. $11^{\smile}/18$ als Samen- und Pollenpflanze hervorgegangen sind, durch die besondere genotypische Konstitution dieser Pflanze, resp. ihrer Gameten, bedingt worden sein. Sie war hinsichtlich der Griffellänge offenbar heterozygot, und ihre Gameten führten teils den Faktor für Lang-, teils denjenigen für Kurzgriffel, so daß bei der Kreuzung mit normalen Langgriffeln lang- und kurzgrifflige Nachkommen gleich häufig entstehen mußten. Hinsichtlich der Antherenstellung aber muß M. $11^{\smile}$ homozygot gewesen sein und durch ihre Gameten ausschließlich die Fähigkeit zur Bildung hochstehender Antheren übertragen haben. Weil Hochstellung der Antheren über Tiefstellung dominiert, erhielten somit alle Nachkommen der F_1-Generation, also auch die Langgriffel, hochstehende Antheren. Griffellänge und Antherenstellung waren hier also unabhängig voneinander vererbt worden. Daraus ist nun der schon eingangs erwähnte Schluß gezogen worden, daß die Heterostylie nicht auf einem Paar antagonistischer Faktoren, sondern zum mindesten auf zwei Genpaaren beruhen muß, von denen das eine die Ausbildung des Gynaeceums, das andere die Stellung der Antheren bedingt. Das führt zur Formulierung der homozygoten Langgriffel als *aabb*, der heterozygoten $\mathrm{n}^{\smile}$-Griffel als *AaBb* und zur Auffassung des Kurzgriffels M. $11^{\smile}/18$ als *AaBB*. In Antheren- und Samenanlagen erzeugt *AaBB* zu gleichen Teilen die Gameten *AB* und *aB*, und reziproke Bestäubungen mit normalen Langgriffeln (Gameten *ab*) führen zu den Kombinationen $AaBb = \mathrm{n}^{\smile}$ und $aaBb = \mathrm{h}^{-}$, die, das empirische Resultat wird auch dieser Forderung weitgehend gerecht, im Verhältnis von 1 : 1 entstehen müssen.

Zur Prüfung der Richtigkeit der aus der Zusammensetzung der F_1-Nachkommenschaft von M. $11^{\smile}/18$ abgeleiteten Schlüsse sind

seit 1921 aus Selbstbestäubungen der $n^{\cup}$- und h^{-} F_1-Pflanzen, sowie aus den verschiedenen möglichen Kreuzungen der letzteren mit normalen n^{-}- und $n^{\cup}$-Griffeln anderer „normaler“ Fruchtfamilien zahlreiche Nachkommenschaften gezogen worden. Es seien hier nur die wichtigsten Resultate dieser Versuche zusammengestellt.

1. Aus Selbstbestäubungen an M. $11^{\cup}/18$ müssen, sofern diesem wirklich die Erbformel *AaBB* zukommt, $n^{\cup}$ und h^{-}-Griffel im Verhältnis von 3 : 1 hervorgehen. Die Aufspaltung dieser Nachkommenschaft muß im Verhältnis von 1 *AABB* : 2 *AaBB* : 1 *aaBB* erfolgen. Die entstehenden $n^{\cup}$-Griffel gehören also zwei verschiedenen Genotypen an, demjenigen der Ausgangspflanze, der hinsichtlich der Griffellänge heterozygot ist, und dem in Bezug auf beide Merkmale homozygoten Kurzgriffel *AABB*.

Selbstbestäubungen an Kurzgriffeln von *Pr. hortensis* liefern nun leider nur wenige und zudem schlecht keimende Samen. So gelang es trotz vielfacher Bemühungen nur, vier direkte Nachkommen aus Selbstbestäubungen von M. $11^{\cup}$ zur Blüte zu bringen. Alle vier Pflanzen waren Kurzgriffel, ein h^{-}-Griffel fehlte. Dagegen konnte gezeigt werden, daß unter diesen F_1-Kurzgriffeln sowohl der *AABB*- als auch der *AaBB*-Typus vertreten waren. Die Bestäubung eines normalen Langgriffels *aabb* mit dem Pollen des einen dieser Kurzgriffel lieferte eine Nachkommenschaft von 110 h^{-}- und 71 $n^{\cup}$-Pflanzen. Dieser erste Kurzgriffel verhielt sich also bei der Kreuzung mit n^{-} durchaus gleich wie M. $11^{\cup}$ selbst, er war ebenfalls *AaBB*. Die Nachkommenschaft eines andern Langgriffels, dessen Blüten mit Pollen eines zweiten Kurzgriffels aus der Nachkommenschaft des geselbsteten M. $11^{\cup}$ belegt worden waren, bestand dagegen aus 200 Kurzgriffeln; die Erbformel dieses zweiten Kurzgriffels muß also *AABB* gewesen sein.

2. Die Kurzgriffel der F_1-Nachkommenschaft von M. $11^{\cup}$ aus den legitimen Bestäubungen sind, wie die Hypothese es verlangt, *AaBb*. Ihre Nachkommenschaften aus Selbst- und Fremdbestäubungen stimmen durchaus mit denjenigen der Kurzgriffel anderer Fruchtfamilien von *Pr. hortensis* überein. Aus Bestäubungen solcher Kurzgriffel mit Pollen normaler Langgriffel sind in drei Fruchtfamilien 124 $n^{\cup}$- und 106 n^{-}-Griffel, aus den reziproken Bestäubungen von Langgriffeln mit dem Pollen dieser Kurzgriffel in zwei Fruchtfamilien zusammen 181 $n^{\cup}$- und 159 n^{-}-Griffel hervorgegangen. Die wenig fertile Selbstbestäubung ergab in zwei Fruchtfamilien aus 194 geernteten Samen 9 n^{-}- und 11 $n^{\cup}$-Griffel.

3. Die Nachkommenschaft der h^{-}-Pflanzen aus Selbstbestäubungen muß entsprechend der Formel $aaBb \times aaBb$ im Ver-

hältnis 3 : 1 in h^{-} und n^{-} aufspalten. Von 199 aus solchen Bestäubungen hervorgegangenen blühenden Pflanzen waren 153 h^{-} und 43 n^{-}.

4. Reziproke Kreuzungen zwischen h^{-}- und n^{-}-Pflanzen liefern entsprechend den Formeln *aaBb*×*aabb* wieder h^{-}- und n^{-}-Nachkommen im Verhältnis 1 : 1. Das experimentelle Resultat verteilt 502 blühende Nachkommen aus solchen Kreuzungen zu 273 auf die h^{-}- und 227 auf die n^{-}-Griffel.

5. Reziproke Kreuzungen zwischen h^{-}-Pflanzen *aaBb* und normalen Kurzgriffeln *AaBb* lassen h^{-}, n^{-}- und $n^{\smile}$-Pflanzen im Verhältnis von 1 : 1 : 2 erwarten. Von der Gesamtzahl von 2557 blühenden Nachkommen aus solchen Kreuzungen waren 657 h^{-}, 671 n^{-}- und 1229 $n^{\smile}$-Pflanzen.

6. Von insgesamt 4866 Pflanzen, welche zur Analyse der Nachkommenschaft von h^{-}-Pflanzen und parallel gehender Kontrollversuche mit n^{-}- und $n^{\smile}$-Pflanzen herangezogen worden sind, gehören 9, also nur ca. 2 $^0/_{00}$ nicht den für die betreffenden Kreuzungen theoretisch zu erwartenden Phänotypen an. Sie können, wie andernorts (1928, S. 643) bereits auseinandergesetzt worden ist, auf Versuchsfehler zurückgeführt werden.

7. Die aus Selbstbestäubungen an F_1 h^{-}-Griffeln *aaBb* hervorgehenden F_2 h^{-}-Griffel müssen gemäß der Theorie im Verhältnis 1 : 2 den Genotypen *aaBB* und *aaBb* angehören. Normale Langgriffel *aabb* müssen nach Bestäubung mit *aaBB* h^{-}-Griffeln ausschließlich h^{-}-Griffel, nach Bestäubung mit *aaBb* h^{-}-Griffeln dagegen in gleicher Anzahl h^{-}- und n^{-}-Griffel erzeugen. Von 8 in dieser Weise auf ihren Genotypus untersuchten h^{-}-Griffeln einer solchen F_2-Inzuchtgeneration waren 2 *aaBB* und 6 *aaBb*. Die Anzahl der F_3-Nachkommen, auf denen diese Analyse beruht, beträgt 983.

8. Die Nachkommen aus den reziproken Kreuzungen $h^{-}\times n^{\smile}$ spalten im Verhältnis von 1 : 1 : 2 in h^{-}, n^{-} und $n^{\smile}$ auf. Nach der Theorie müssen in dieser Nachkommenschaft neben den h^{-}- und n^{-}-Griffeln Kurzgriffel der beiden Genotypen *AaBB* und *AaBb* auftreten und zwar zu je ¼ der Gesamtnachkommenschaft. F_3-Generationen aus der Bestäubung von h^{-}- und n^{-}-Pflanzen mit Kurzgriffeln derselben F_2-Fruchtfamilien müssen also für die beiden Kurzgriffeltypen verschieden ausfallen. Normale Langgriffel *aabb* und h^{-}-Griffel *aaBb* ergeben mit Kurzgriffeln *AaBB* in gleicher Anzahl h^{-}- und $n^{\smile}$-Pflanzen. Die Nachkommenschaft aus der Bestäubung der Langgriffel mit *AaBb*-Kurzgriffeln dagegen muß in normale Lang- und Kurzgriffel im Verhältnis von 1 : 1, diejenige

der h^{-}-Griffel mit *AaBb*-Kurzgriffeln dagegen im Verhältnis $1\,h^{-} : 1\,n^{-} : 2\,n^{\smile}$ spalten. Das Gesamtresultat eines in zehn Gruppen zu je einer h^{-}-, n^{-}- und $n^{\smile}$-Pflanze derselben Fruchtfamilie durchgeführten Versuches entsprach (vgl. die ausführlichen Angaben 1928, S. 646) der theoretischen Forderung durchaus. Von 7 Kurzgriffeln, deren Genotypus in dieser Weise aus insgesamt 745 bis Ende 1927 zur Blüte gekommenen Nachkommen erschlossen worden ist, haben 4 Nachkommenschaften entsprechend der Formel *AaBB* und 3 entsprechend der Formel *AaBb* erzeugt.

Für die Gesamtheit der von 1918—1927 einzeln in Töpfen herangezogenen ca. 10000 Nachkommen von M. $11^{\smile}/18$ ist die Richtigkeit der aufgestellten Theorie wohl einwandfrei bewiesen.

II. Genetische Analyse der h^{-}- und $h^{\smile}$-Griffel von *Primula viscosa* All.

Ausgangsmaterial meiner zweiten Serie von Versuchen zum Heterostylieproblem ist, wie 1925 mitgeteilt worden ist, eine Naturform, *Pr. viscosa* All. Auf Muottas Muraigl (2520 m) im Oberengadin sind von 1922—1924 eine ganze Anzahl konstant als h^{-} und $h^{\smile}$ blühende Stöcke gefunden worden. Die Hoffnung mit den $h^{\smile}$-Pflanzen, der nach der Hypothese von der bifaktoriellen Vererbung der Heterostylie zu erwartenden vierten phänotypischen Kombination der Heterostyliemerkmale, kurzer Griffel und tiefstehende Antheren in Narbenhöhe, rasch die von W. BATESON und von G. v. UBISCH mit $h^{\smile}$-Pflanzen von *Pr. sinensis* resp. *Pr. malacoides* vorgenommenen Kreuzungskombinationen wiederholen und ihre Resultate ergänzen zu können, ging zunächst nur zum Teil in Erfüllung. Die unter erheblichem Aufwand an Zeit und Mitteln, zum großen Teil in Muottas Muraigl selbst durchgeführten Versuche haben wohl zu interessanten befruchtungsphysiologischen Ergebnissen geführt, blieben dagegen hinsichtlich der genetischen Analyse des Ausgangsmateriales, infolge unüberwindlicher Schwierigkeiten in der Aufzucht der Keimpflanzen, fast völlig resultatlos.

Erfolgreiche Kreuzungen zwischen *Pr. hortensis* und *Pr. viscosa* und geringere Schwierigkeiten bei der Aufzucht der Bastarde wiesen einen Umweg zum angestrebten Ziel. Seit 1925 sind in Muottas Muraigl und in Zürich die Kreuzungskombinationen zwischen den h^{-}-, n^{-}- und $n^{\smile}$-Pflanzen von *Pr. hortensis* und den h^{-}-, n^{-}-, $n^{\smile}$- und $h^{\smile}$-Pflanzen der *Pr. viscosa*, unter Überwindung der aus der verschiedenen Blütezeit sich ergebenden Schwierigkeiten, mit ziemlichem Erfolg durchgeführt worden. Die Anzahl der bis 1927 zur Blüte gebrachten direkten Nachkommen aus diesen Kreuzungen betrug 108 (vgl. A. ERNST 1928, S. 652). Im

Nachkommenschaften aus Kreuzungen *Pr. hortensis* ♀ × *Pr. viscosa* ♂, aus Bestäubungen innerhalb der Fruchtfamilien *Pr.* (*hortensis* × *viscosa*) u. aus Rückkreuzungen *Pr. hortensis* × *Pr.* (*hortensis* × *viscosa*).

	Zahl der Samenpflanzen	Zahl der erhaltenen Früchte	Zahl der ausgelegten Samen	Zahl der erhaltenen Keimlinge	Zahl der bis Aug. 1928 nicht zur Blüte gekom. Pflanzen	Zahl der zur Blüte gekom. Pflanzen	Zusammensetzung der blühenden Nachkommenschaft				Formeln der Eltern		Zahlenverhältnis der Phänotypen							
													theoretisch				empirisch			
							h^{-}	n^{-}	$n^{\cup}$	$h^{\cup}$	♀	♂	h^{-}	n^{-}	$n^{\cup}$	$h^{\cup}$	h^{-}	n^{-}	$n^{\cup}$	$h^{\cup}$
h^{-} ♀ × $n^{\cup}$ ♂	9	23	696	430	22	62	24	9	29	—	*aaBb*	*AaBb*	1	1	2	—	1,548	0,581	1,871	—
h^{-} ♀ × h^{-} ♂	1	1	45	12	1	5	5	—	—	—	*aaBb*	*aaBb*	3	1	—	—	4	0	—	—
h^{-} ♀ × $h^{\cup}$ ♂	12	16	775	251	89	23	8	3	3	9	*aaBb*	*Aabb*	1	1	1	1	1,391	0,522	0,522	1,565
n^{-} ♀ × $n^{\cup}$ ♂	3	6	478	273	18	51	—	32	19	—	*aabb*	*AaBb*	—	1	1	—	—	1,254	0,745	—
n^{-} ♀ × h^{-} ♂	4	12	379	117	30	43	27	16	—	—	*aabb*	*aaBb*	1	1	—	—	1,256	0,744	—	—
n^{-} ♀ × $h^{\cup}$ ♂	7	18	560	229	86	60	—	30	—	30	*aabb*	*Aabb*	—	1	—	1	—	1	—	1
$n^{\cup}$ ♀ × n^{-} ♂	4	9	650	152	7	12	—	9	3	—	*AaBb*	*aabb*	—	1	1	—	—	1,5	0,5	—
$n^{\cup}$ ♀ × $h^{\cup}$ ♂	5	14	51	28	19	2	—	1	1	—	*AaBb*	*Aabb*	—	1	3	—	—	2	2	—
	45	99	3634	1492	272	258														

Frühsommer 1928 sind weitere direkte Nachkommen aus diesen Kreuzungen, sowie Individuen von F_2-Generationen aus Bestäubungen innerhalb der F_1-Fruchtfamilien und Rückkreuzungen mit *Pr. hortensis*, insgesamt 258 Pflanzen, zur Blüte gekommen. In der hier beigegebenen tabellarischen Übersicht sind die Resultate der gleichartigen Bestäubungskombinationen innerhalb der drei Versuchsgruppen zusammengezogen worden. Nur auf einige der wichtigsten Resultate dieser Versuchsserien sei besonders verwiesen.

Aus der Kreuzung von *Pr. hortensis* $h^{-} \times$ *Pr. viscosa* $h^{\smile}$ sind in zwölf Fruchtfamilien bis jetzt 23 Pflanzen zur Blüte gelangt. Diese Nachkommenschaft enthält alle vier theoretisch zu erwartenden Phänotypen und setzt sich aus 8 h^{-}-, 3 n^{-}-, 3 $n^{\smile}$- und 9 $h^{\smile}$-Pflanzen zusammen. Den an diesen Kreuzungen als Pollenpflanzen beteiligten $h^{\smile}$-Griffeln kommt die Formel *Aabb* zu, sie erzeugen daher mit *aaBb* h^{-}-Griffeln die vier Phänotypen h^{-}, n^{-}, $n^{\smile}$ und $h^{\smile}$ im Verhältnis von 1 : 1 : 1 : 1. Derselben Erbformel der $h^{\smile}$-Pflanzen entspricht das Resultat der Kreuzung von *Pr. hortensis* n^{-} ♀ × Bastard *Pr.* (*hortensis* × *viscosa*) $h^{\smile}$ ♂. 60 Pflanzen aus dieser Kreuzung verteilen sich zufälligerweise ganz genau in dem zu erwartenden Verhältnis 1 : 1 auf n^{-}- und $h^{\smile}$-Griffel. Aus der dritten wichtigen Kreuzung zwischen $n^{\smile}$- und $h^{\smile}$-Pflanzen sind erst zwei blühende Pflanzen erhalten worden, von denen je eine den beiden Phänotypen n^{-} und $n^{\smile}$ angehört, die aus der Kreuzung von *AaBb*-Kurzgriffeln mit *Aabb* $h^{\smile}$-Griffeln im Verhältnis von 1 n^{-} : 3 $n^{\smile}$ zu erwarten sind.

Ein Bestand von 30 $h^{\smile}$-Griffeln aus der Rückkreuzung von *Pr.* (*hortensis* × *viscosa*) × *Pr. hortensis* stellt die Fortführung der Versuche, im besondern für die Analyse der Nachkommenschaft der $h^{\smile}$-Griffel aus Selbst- und Fremdbestäubungen, infolge der leichteren Kultur und der viel größeren Fertilität dieser Pflanzen, auf eine wesentlich aussichtsreichere Basis. Schon die jetzt vorliegenden Resultate bestätigen aber in schönster Weise die Richtigkeit der Annahme einer mindestens bifaktoriellen Vererbung der Heterostylie, einer starken Faktorenkoppelung und des gelegentlichen *Crossing-over* bei der Gametenbildung für das Ausgangsmaterial der *Pr. viscosa*.

III. Die Verbreitung homostyler Typen in der Gattung *Primula*.

Nur kurz kann hier noch auf die Reichweite und die Bedeutung der mitgeteilten Resultate hingewiesen werden. F. LAIBACH (1925, S. 178) hebt hervor, daß in seinem Versuchsmaterial von *Linum austriacum* sich verschiedene Lang- und Kurzgriffeltypen

nachweisen ließen, die in bezug auf die absolute und relative Länge ihrer Griffel und Staubgefäße und in bezug auf den Grad der Selbstfertilität genotypisch verschieden seien, und er regt zur Prüfung der Frage an, „ob auch bei den heterostylen Primeln erbliche Zwischenformen existieren zwischen den typischen, stark selbststerilen Lang- und Kurzgriffeln mit deutlichem Narben-Antherenabstand einerseits und den abnormalen, selbstfertilen Formen mit gleichhohen Narben und Antheren andererseits". An entsprechenden Untersuchungen hat es — natürlich unabhängig von F. LAIBACHs Anregung — vor und nach 1925 nicht gefehlt. Auch für *Pr. hortensis* und *Pr. viscosa* stellt man in größeren Populationen unschwer Lang- und Kurzgriffeltypen fest, die sich voneinander in der Länge, Dicke und Färbung der Griffel, in Form und Größe der Narbe, in der Länge, Dicke und Färbung der Filamente, in der Größe der Antheren und schließlich auch im Abstand zwischen Antheren und Narben unterscheiden. Auch für diese Arten lassen Resultate von Vererbungsversuchen und mehrjährige Beobachtungen an einzelnen Pflanzen ohne weiteres erkennen, daß jene Unterschiede zweifellos genotypisch bedingt sind.

Trotz ihrer verschiedenen erblichen Konstitution und den damit verknüpften verschiedenen funktionellen Verhältnissen sind alle diese Typen immer nur *aabb*-Langgriffel und *AaBb*-Kurzgriffel, von denen die ersteren *ab*-, die letzteren *AB*- und *ab*-Gameten erzeugen. Die homostylen Langgriffel *aaBb* und *aaBB* und die homostylen Kurzgriffel *Aabb* und *AAbb* lassen sich von jenen n^{-}- und $n^{\cup}$-Griffeltypen in ihrer Erscheinungsform ohne weiteres scharf abgrenzen. Vor allem aber unterscheiden sie sich von jenen genotypisch durch die Bildung der *aB*-, resp. *Ab*-Gameten. Sie können also nicht, wie F. LAIBACH meint, den normalen Lang- und Kurzgriffeln subsummiert werden; sie sind denselben wirklich als besondere Formen — zwei von vier möglichen Kombinationen zweier Merkmalspaare — gegenüberzustellen.

Was nun die Verbreitung homostyler Formen innerhalb der Gattung *Primula* anbetrifft, so liegen z. Zt. sichere Daten erst über drei kultivierte Primeln: *Pr. sinensis*, *malacoides* und *hortensis*, sowie die Wildform *Pr. viscosa* vor. Für die drei ersten Arten sind homostyle Formen je durch mindestens zwei zeitlich sehr weit auseinander liegende Untersuchungen festgestellt.

CH. DARWIN hat als erster (1862) u. a. mit einer $h^{\cup}$-Form von *Pr. sinensis* experimentiert und $h^{\cup}$-Typen sind später wieder im Versuchsmaterial derselben Spezies enthalten gewesen, mit dem W. BATESON und R. P. GREGORY (1905) die genetische Analyse

der Heterostylie begründet haben. Noch ist nicht bekannt, ob in der *Sect. Sinenses* auch noch andere Arten homostyle Formen aufweisen. Bei *Pr. obconica* dürften sie wahrscheinlich nicht vorkommen, wenigstens hat die Auszählung von 8000 blühenden Pflanzen, die diesen Sommer in Zürich zum Zwecke der chemischen Untersuchung des hautreizenden Sekretes herangezogen worden sind, 3967 normale Lang- und 4033 normale Kurzgriffel ergeben. An keiner einzigen Pflanze waren abweichende Stellungsverhältnisse von Narbe und Antheren nachzuweisen.

Für *Pr. malacoides* hat G. v. UBISCH (1923) das Vorkommen von $h^{\cup}$-Griffeln festgestellt und deren Bedeutung für das Studium des Fertilitätsproblemes erkannt. Neuerdings sind $h^{\cup}$-Griffel, vielleicht auch ein genotypisch bedingter h^{-}-Griffel, in dem Untersuchungsmaterial aufgetreten, dem F. KOBEL (1928) eine tetraploide Form von *Pr. malacoides* verdankt.

Ob auch andere Arten der *Sect. Monocarpicae*, ähnlich wie *Pr. malacoides*, gelegentlich solche homostyle Formen abspalten, ist noch nicht bekannt. In der nahestehenden *Sect. Floribundae* dagegen, der die Elternformen der homostylen *Pr. Kewensis*, *Pr. floribunda* und *Pr. verticillata* angehören, sind sie wohl mit Sicherheit zu erwarten.

Für *Pr. hortensis* hat zuerst J. SCOTT (1865) das Vorkommen von h^{-}-Pflanzen festgestellt. Derselbe homostyle Typus ist, wie ausgeführt worden ist, 1920/21 in einer großen Anzahl von Individuen als gleichzeitigen Nachkommen eines *AaBB*-Kurzgriffels, in meinen Kulturen aufgetreten.

Schon 1925 habe ich sodann darauf verwiesen, daß, im Gegensatz zu den bestimmten Angaben der experimentellen Forscher über die Existenz „gleichgriffliger“ Formen bei kultivierten Primeln, die gesamte floristisch-systematische, wie auch die ökologische Literatur solche Formen für die wild vorkommenden europäischen Primeln nicht kennt. Die Auffindung einer größeren Anzahl h^{-}- und $h^{\cup}$-Griffel von *Pr. viscosa* All. in Muottas Muraigl bildet hiervon die erste und vorderhand alleinige Ausnahme. Bei keiner andern der einheimischen Arten, auch nicht bei *Pr. auricula* und *Pr. hirsuta*, deren Bastard als Stammpflanze der Gartenform *Pr. hortensis* betrachtet wird, sind trotz eifrigen Suchens solche homostyle Typen gefunden worden. Dagegen gelang es, in Bestätigung älterer Literaturangaben, bei den *Vernales*, im besondern unter den Frühblühern von *Pr. officinalis* Stöcke zu finden, an denen einzelne Blüten Narbe und Antheren in ungefähr gleich hoher Stellung aufwiesen, die also h^{-}- oder $h^{\cup}$-Pflanzen zu sein schienen. In der

Kultur haben sich aber alle diese Stöcke noch im selben oder im folgenden Jahre als typische Lang- und Kurzgriffel ausgewiesen. Ihre erstbeobachteten, abweichend gestalteten Blüten waren unter dem Einfluß der Außenbedingungen modifizierte Lang- oder Kurzgriffelblüten. Nachkommenschaften aus diesen modifizierten Blüten setzten sich ebenfalls aus normalblütigen Lang- und Kurzgriffeln zusammen.

Soweit sich also bis jetzt übersehen läßt, treten die für *Pr. hortensis* und die Bastardnachkommen von *Pr. hortensis* × *Pr. viscosa* besonders eingehend studierten Genotypen der h^{-}- und $h^{\smile}$-Griffel auch innerhalb der Gattung *Primula* vielleicht nur bei wenigen Arten auf. Das besagt wohl, daß offenbar auch nur bei einer Minderzahl von *Primula*-Arten, und auch bei diesen nur ausnahmsweise an einzelnen Stöcken, die Lösung der Koppelung erfolgt, welche die Gene für die auffälligsten Merkmale der antagonistischen Komplexe der Heterostylie bindet und damit die Entstehung befruchtungsfähiger Gameten mit den Genkombinationen *Ab* und *aB* auslöst. Sind aber in einer Population einmal h^{-}- oder $h^{\smile}$-Individuen aufgetreten, so werden sie infolge ihrer größeren Selbstfertilität bei gleichzeitiger Eignung zu legitimen Bestäubungeu nicht so bald wieder verschwinden. Mit ihnen oder in ihrer Nachkommenschaft treten auch die *AaBB* und *AABb*-Kurzgriffel auf, die ihrerseits wieder h^{-}- und $h^{\smile}$-Nachkommen erzeugen. Ein buntes Gemisch dieser besonderen Genotypen bildet offenbar die Bestände von *Pr. viscosa* auf Muottas Muraigl. Bei denjenigen *Primula*-Arten aber, deren Populationen gleichgriffige Individuen fehlen, muß entweder die Genbindung bedeutend stärker sein oder deren Lösung letal wirken. Die Formulierung der Vererbung der Heterostylie nach dem üblichen Monohybridenschema genügt also auch als Schema für die effektiv festzustellenden Vererbungserscheinungen wohl der meisten *Primula*-Arten.

Ob erblich homostyle Formen und damit nachweisbar bifaktorielle Vererbung der Heterostylie auch in andern heterostylen Gattungen vorkommen, muß ebenfalls dahingestellt bleiben. Heterostylie ist innerhalb der Angiospermen weit verbreitet und weist in der Ausprägung ihrer morphologischen Merkmale bekanntlich eine große Zahl von Abweichungen auf. Dementsprechend ist auch nicht zu erwarten, daß ihre Vererbungserscheinungen bis in alle Einzelheiten dieselben sein werden. Gerade die Tatsache, daß es Formen gibt, die heterostyl aber nicht heteranther sind, wie *Linum grandiflorum* und *Veronica gentianoides*, macht für die Übertragung der klassischen Ausprägungsform der Heterostylie be-

sondere Gene für die Merkmale am Gynaeceum und Androeceum außerordentlich wahrscheinlich. Der Umstand, daß dimorphe Ausprägung des Androeceums auch ohne Unterschiede in der Pollenkorngröße möglich ist, bedeutet offenbar, das hat F. Laibach wieder übersehen, daß vorkommende Unterschiede in der Pollenkorngröße und in der Membranstruktur nicht notwendigerweise durch den Faktor für die Antherenstellung oder Staubfädenlänge bedingt zu sein brauchen. So lassen also die von F. Laibach betonten Besonderheiten und Verschiedenheiten in der morphologischen und physiologischen Ausprägung der Heterostyliemerkmale bei den *Linum*-Arten ohne weiteres auch genetische Abweichungen vom *Primula*-Schema erwarten. Aus den Laibachschen Angaben darf wohl geschlossen werden, daß seine „fast homostyle Rasse“ von *Linum austriacum* und der „ausgesprochen homostyle Langgriffel“ sich bei Kreuzungen mit normalen Lang- und Kurzgriffeln offenbar nicht wie die h^{-}-Griffel von *Pr. hortensis* und *Pr. viscosa* verhalten, offenbar keine *aB*-Gameten ausbilden und daher auch in keiner Weise in Parallele zu den Befunden bei *Primula* gesetzt werden können. F. Laibachs vermeintliche Beweisführung gegen die Theorie der bifaktoriellen Vererbung der Heterostylie bei *Primula* ist ein Fehlschluß. Das Vorkommen oder Fehlen genetisch bedingter Homostylie bei *Linum* ist ohne Einfluß für die Sicherung und Wertung der an *Primula* erhaltenen Resultate. Diese bedeuten also vielleicht doch, trotz F. Laibachs andauerndem Zweifel, eine gewisse Klärung und Erweiterung unserer Vorstellungen vom Wesen und der Entstehung der Heterostylie. Diese Hoffnung wird auch durch den Umstand nicht beeinträchtigt, daß F. Laibach auch diejenigen Ergebnisse meiner Untersuchungen, welche dem eigentlichen Gegenstand seiner letzten Mitteilung, der Vererbung der physiologischen Heterostylieunterschiede, wesentlich näher liegen als die Vererbung der morphologischen Merkmale, umzuwerten oder beiseite zu schieben versucht. Wiederholt schon (1927, S. 60, 1928, S. 186) hat er die Ergebnisse meiner Fertilitätsstudien entgegen meiner eigenen Interpretation auszuwerten versucht. Die Vorstellungen, die s. Z. G. v. Ubisch (1923, 1925) und ich 1925 auf Grund ausgedehnter Bestäubungsversuche, im besondern unter Anwendung der homostylen Formen, vom Zustandekommen der Fertilitätsunterschiede in den verschiedenen Bestäubungskombinationen entwickelt hatten, werden von F. Laibach als rein hypothetisch bezeichnet und der Diskussion nicht für Wert befunden. Das entschuldigt wohl, wenn ich, um zum Schlusse zu kommen, auch Laibachs eigene Ansichten über die Vererbung

der physiologischen Heterostylieunterschiede bei *Linum*, und ganz besonders die eine Beobachtung mit Stillschweigen übergehe, die er, als vielleicht im Zusammenhang mit der zu lösenden Frage stehend, am Schluß seiner Mitteilung besonders ausführlich dargelegt hat.

Das Heterostylieproblem ist ohne Zweifel noch lange nicht gelöst. Es ist erfreulich, daß an seiner Lösung von verschiedenen Seiten, an verschiedenen Objekten und mit verschiedenen Methoden gearbeitet wird. Man wird in dem gemeinsamen Streben nach dem fernen Ziel noch lange nebeneinander hergehen und aneinander vorbeikommen können, ohne daß sich für die Beteiligten eine Notwendigkeit ergäbe, die Anerkennung des Wertes der eigenen Resultate durch herabmindernde Kritik der Leistungen anderer Forscher zu erzwingen.

Literaturverzeichnis.

BATESON, W., and GREGORY, R. P.: On the inheritance of Heterostylism in *Primula*. Proc. Roy. Soc. of London. 1905, B. Vol. 76, S 581—586.

DARWIN, CH.: On the two forms, or dimorphic condition in the species of *Primula* and on their remarkable sexual relations. Proc. Linn. Soc. Bot. 1862, Vol. 6, S. 77—97.

—, —: Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art. (Übersetzg. v. J. V. CARUS) Stuttgart, 1877, 304 S., 15 Fig.

ERNST, A., (1925a): Genetische Studien über Heterostylie bei *Primula*. Archiv d. JULIUS KLAUS-Stftg. f. Vererbungsforschg. Sozialanthropologie u. Rassenhygiene. 1925, Bd. 1, S. 13-62; 2 Taf., 3 Textfig.

—, —, (1925b): Über Vererbung mit Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch. Vierteljahrsschr. d. Naturforsch. Ges. in Zürich. 1925, Bd. 70, S. 157—200.

—, —: Zur Genetik der Heterostylie. Verhandl. d. V. Intern. Kongresses f. Vererbungswiss. Berlin, 1927. Suppl'bd. II d. Zeitschr. f. ind. Abstammgs.- u. Vererbgsl. 1928, S. 635—665; 2 Textfig.

GARBER, R. J., and QUISENBERRY, K. S.: The Inheritance of length of style in buckwheat. Journ. of. Agric. Res. 1927, Vol. 34, S. 181—183.

—, —, —, —: Self Fertilization in Buckwheat. Journ. of Agric. Research 1927, Vol. 34, S. 185—190; 1 Fig.

KOBEL, F.: Über eine tetraploide (Gigas) -Form von *Primula malacoides* Franchet. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. 1927, Bd. 36, S. XXV—XXVI.

LAIBACH, F.: Zum Heterostylieproblem. Biol. Zentralbl. 1925, Bd. 45, S. 170—179; 3 Abb.

—, —: Referat über G. v. UBISCH (1925) und A. ERNST (1925a, b). Zeitschr. f. Bot. 1927, Bd. 19, S. 57—63.

—, —: Zur Vererbung der physiologischen Heterostylieunterschiede. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1928, Bd. 46, S. 181—189; 3 Abb. i. Text.

LEHMANN, E.: Selbststerilität, Heterostylie. Handbuch der Vererbungswiss. II. J. (GEBR. BORNTRAEGER, Berlin) 1928, 43 S.; 6 Abb.

LEWITSKY, G. A.: Biometrisch-geographische Untersuchung der Heterostylie bei *Anchusa officinalis* L. Verhandl. d. V. Intern. Kongresses f. Vererbgswiss. Berlin 1927. Suppl'bd. II d. Zeitschr. f. ind. Abstammgs.- u. Vererbgsl. 1928, S. 989—1005.

SCHOUTE, J., C.: Über die Morphologie der Heterostylie, insbesondere bei *Lythrum Salicaria.* Rec. d. Travaux Bot. Néerlandais, 1928, Vol. 25a, S. 271—340.

SCOTT, J.: Observations on the functions and structure of the reproductive organs in the Primulaceae. The Journ. of the Linn. Soc. Bot. 1865, Vol. 8, S. 78—126.

UBISCH, G. v.: Versuche über Vererbung und Fertilität bei Heterostylie und Blütenfüllung. Zeitschr. f. Bot. 1923, Bd. 15, S. 193—232; 5 Abb. i. Text, 1 Taf.

—, —: Genetisch-physiologische Analyse der Heterostylie. Bibliographia Genetica, 1925, Bd. 2, S. 287—342; 21 Textfig.

Sitzung vom 30. November 1928.

Vorsitzender: Herr L. DIELS.

Der Vorsitzende gibt bekannt, daß unserer Gesellschaft zwei unserer ältesten Mitglieder durch den Tod entrissen worden sind, nämlich die Herren

Dr. **Ludwig Klein,**

Geh. Hofrat, inakt. o. Professor der Botanik an der Technischen Hochschule in **Karlsruhe i. B.**, der am 12. November d. J. im eben vollendeten 71. Lebensjahre entschlief; und Herr

Dr. **Frank Schwarz,**

Geh. Regierungsrat, emer. o. Professor der Botanik an der Forstakademie in **Eberswalde**, der ebenfalls am 12. November an den Folgen eines Schlaganfalls gestorben ist.

Zu Ehren der Dahingegangenen erheben sich die Anwesenden von ihren Plätzen.

Als neue Mitglieder werden vorgeschlagen:

Allorge, Dr. **Pierre,** Unterdirektor des Laboratoriums für Kryptogamenkunde am Naturhistorischen Museum in **Paris XIII,** 7 rue des Wallons (durch L. DIELS und R. PILGER),

Oberkirch, K., Mittelschullehrer in **Essen-Borbeck,** Germaniastr. 245 (durch H. KLENCKE und HUGO FISCHER),

Oppenheim, I. D., Assistent am Institut für die Naturkunde Palästinas in **Rehoboth** (Palästina) (durch O. WARBURG und H. OPPENHEIMER),

Schindler, Ökonomierat, Direktor d. Höh. Staatslehranstalt für Gartenbau in **Pillnitz a. E.** (durch O. DRUDE und F. TOBLER).

Zu ordentlichen Mitgliedern werden ernannt:

Anders, Josef, Schuldirektor i. R. in **Böhmisch-Leipa,**
Arbeláez, Dr. **Enrique Pérez,** aus Kolumbien, z. Zt. in **München,**
Hüttig, Dr. **Carl,** Diplom-Landwirt in **Kiel,**
Kuhn, Dr. **Eckhard,** in **Berlin-Dahlem,**
Schulze, Dr. **Bruno,** in **Berlin-Charlottenburg.**

Herr A. BLOCHWITZ demonstriert weitere Kulturen von Schimmelpilzen zu seinem Vortrag über Heterochromie bei diesen Organismen (s. Mitteilung im 7. Heft dieses Jahrgangs der Berichte).

Herr HUGO FISCHER führt eine einfache und billige, aber sehr brauchbare Vorrichtung für Samenkeimung vor.

„Wie ich es vor 10 Jahren im Institut für angewandte Botanik in Hamburg sah: die Samen in Filtrierpapier gewickelt, dieses befeuchtet und in bedeckte Schale gelegt, das hat einen Uebelstand; das Papier wird nach einigen Tagen so weich, daß es beim Auf- und Zupacken leicht zerreißt. Ich verfahre nun so: ein Streifen Filtrierpapier von geeigneter Länge und Breite wird auf und ab /\/\/\ eingekniffen, in eine rechteckige Schale (quadratische PETRIschale oder Entwicklerschale mit Glasplatte bedeckt) eingelegt und befeuchtet. In die offenen Rillen kommen nun die Samen, evtl. in jede Rille eine andere Art; das Befeuchten muß nach einigen Tagen erneuert werden, vorsichtig, tropfenweise, um die Samen nicht fortzuschwemmen. Hat man es mit Licht- oder Dunkelkeimung zu tun, kann man die Schalen nach Belieben hell oder dunkel stellen. — Die Gefahr des Verschimmelns ist nicht größer als in irgendeinem anderen Keimbett. Wiederholt habe ich neben stark verschimmelten Samen andere normal keimende gesehen, die vom Pilze überhaupt nicht angegangen wurden, und glaube behaupten zu dürfen, daß Samen, die im Keimbett verschimmeln, bereits tot waren, oder doch stark geschwächt. — Die Vorrichtung eignet sich sowohl zur Samenkontrolle, wie auch zum Vorkeimen von Samen, die man im geeigneten Stadium ohne weiteres in einen Blumentopf o. a. übertragen kann. Ein großer Vorteil ist, daß man die Samen sofort, evtl. schon durch den Glasdeckel hindurch, in Reih' und Glied liegen sieht."

Berichtigung

zur Arbeit FR. v. WETTSTEIN: Über plasmatische Vererbung und über das Zusammenwirken von Genen und Plasma. Generalversammlungs-Heft, Band XLVI, 1928.

Auf Seite (49) ist im Literaturverzeichnis zu setzen:

STERN, C. (1927): Die genetische Analyse der Chromosomen. Naturwissenschaften, 15. Jahrgang.

an Stelle von:

STERN, C. (1927): Über Chromosomenelimination bei der Taufliege. Naturwissenschaften, 15. Jahrgang.

FR. v. WETTSTEIN, Göttingen.

Mitteilungen.

61. W. W. Lepeschkin: Der thermische Effekt des Todes.

(Eingegangen am 15. September 1928. Vorgetragen in der Novembersitzung.)

In meinen früheren Arbeiten habe ich schon die Gelegenheit gehabt, darauf hinzuweisen, daß der Prozeß des Todes im wesentlichen von einer Zersetzung besonderer chemischer Verbindungen abhängt, die wahrscheinlich sehr unbeständige Verbindungen von Eiweißkörpern und Lipoiden darstellen[1]). Diese Verbindungen, welche ich als Grundstoffe des Protoplasmas bezeichnet habe, sind so unbeständig, daß sie nicht nur durch verschiedene chemische, sondern auch durch rein mechanische Einwirkungen zerstört werden.

Es war also sehr wahrscheinlich, daß sie, wie andere unbeständige chemische Verbindungen, bei ihrer Zersetzung Wärme ausscheiden, daß also ihr Zerfall und der Prozeß des Todes selbst exotherm sind.

Um diese Voraussetzung zu prüfen, habe ich einige Versuche an Hefe angestellt, welche ich in diesem kurzen Aufsatze vorläufig mitteilen möchte[2]).

Die in meinen Versuchen benutzte Hefe war eine Preßhefe, und das benutzte Kalorimeter war eine DEWARsche Flasche, welche schon von RUBNER als Kalorimeter benutzt worden war[3]).

Die Vorversuche zeigten, daß der Temperaturwechsel der umgebenden Zimmerluft nur sehr unbedeutende Änderungen der Temperatur der Flüssigkeit in der Flasche verursachte, welche vollkommen vernachlässigt werden konnten. Die größte beobachtete Temperaturänderung in der Flasche war 0,031^0 C, und sie wurde erst beobachtet, wenn die Temperatur der umgebenden Luft während 5½ Stunden sich von 20^0 auf 22,8^0 C erhöhte; andererseits war der Unterschied der Temperatur in der Flasche und in der umgebenden Luft während der im einzelnen höchstens zehn Minuten dauernden

1) Vgl. meinen Aufsatz im „Biologisch. Zentralblatt", Bd. 46, 1926, S. 487, und auch meine „Kolloidchemie des Protoplasmas", Berlin, 1924.

2) Die vollständige Arbeit erscheint erst im Mai 1929 in „Journal of General Physiology".

3) RUBNER, MAX: „Archiv für Hygiene", Bd. 48 (1904), S. 274; Bd. 49, S. 355, 398.

Versuche nicht größer als 0,5° C. Die Temperaturänderungen in der Flasche, die größer als 0,001° C waren, wurden also in meinen Versuchen ausschließlich durch eine Wärmebildung verursacht.

Die Messung der Temperatur wurde in meinen Versuchen mit dem BECKMANNschen Thermometer gemacht.

Der Tod der Hefe wurde durch Einführung von Chloroform oder einer gesättigten Lösung von Sublimat in die Flasche erzielt, welche eine Suspension der Hefe enthielt. Um die Temperatur der Suspension durch ein Vermischen mit Chloroform oder Sublimat während der Abtötung der Hefe nicht zu verändern, wurden die Gifte eine Stunde vor dem Versuche in die Flasche mit einem besonders konstruierten Gefäße eingeführt, so daß die Temperatur der Gifte und der Hefesuspension vor der Vergiftung vollkommen gleich war.

Da Sublimat mit Proteinsubstanzen der Hefe chemisch reagiert, und da man vermuten konnte, daß diese Reaktion exotherm ist, wurde vorher die Wärme bestimmt, welche in der Reaktion von Sublimat mit Proteinsubstanzen im allgemeinen gebildet wird. Diese Wärme ist, nach meinen Versuchen, 0,55 g kal. per ein Gramm trockenen Proteins.

Die Wärme, welche bei der Abtötung der Hefe durch Sublimat gebildet wird, wurde zu 36,4 g kal. bestimmt, oder per ein Gramm trockener Hefe 2,58 g kal. Da die Hefe ungefähr 50 % Proteinsubstanzen enthält, war die Wärme in der Reaktion zwischen Sublimat und Hefeproteinen 0,25 g kal. Die Wärme, die durch das Absterben der Hefe selbst gebildet wird, ist also ungefähr 2 g kal. per ein Gramm der trockenen Substanz der Hefe.

Die bei der Abtötung der Hefe durch Chloroform gebildete Wärme wurde in meinen Versuchen zu 1,5 g kal. gefunden.

Wir wissen nicht, welche Menge der Grundsubstanzen in der Hefe enthalten ist, man könnte aber voraussetzen, daß ihre Menge 50 % der trockenen Substanz der Hefe nicht überschreitet, so daß die bei der Zersetzung der Grundstoffe des Protoplasmas entstehende Wärmemenge ungefähr 3 bis 4 g kal. per ein Gramm ist. Diese Menge ist freilich klein im Vergleich mit der Wärmemenge, die in anderen exothermen chemischen Reaktionen gebildet wird; beachtet man aber, daß das Molekulargewicht der Grundstoffe des Protoplasmas ungewöhnlich groß ist, so kommt man zu dem Schlusse, daß die bei der Zerstörung eines Moleküls dieser Grundstoffe entstehende Wärmemenge größer ist als die bei der Zersetzung eines Moleküls mancher Sprengstoffe entstehende. Nehmen wir sogar

an, daß das Molekulargewicht der Grundstoffe des Protoplasmas der Hefe nur demjenigen des Haemoglobins gleich ist, so ist die Menge der bei der Zersetzung eines Moleküls der Grundstoffe entstehenden Wärme größer als 40 kg kal., während die entsprechende Wärme bei der Zersetzung des Chlorstickstoffs nur 38 kg kal. ist.

62. Alexander v. Lingelsheim: Cumarin bei der Gattung Rudbeckia.

(Eingegangen am 3. November 1928. Vorgetragen in der Novembersitzung.)

In der gleichen Zeit des Vorjahres, Anfang November 1927, wurde von mir der Nachweis des Auftretens von Cumarin bei *Chrysanthemum segetum*, der Saatwucherblume, erbracht[1]), und jetzt kann über einen anderen Vertreter derselben Familie dasselbe berichtet werden. Es betrifft eine Art der Gattung *Rudbeckia*, aus der bis jetzt keine Cumarinpflanze bekannt war, und zwar *Rudbeckia speciosa* Wenderoth, eine atlantisch-nordamerikanische Art, die bereits seit dem zweiten Drittel des vorigen Jahrhunderts als beliebte Zierpflanze unter den Namen *R. fulgida* oder *R. Neumannii* in die Kultur genommen worden ist.

Der Cumaringeruch der in unserm Breslauer Botanischen Garten auf Zierbeeten gehaltenen Art machte sich beim Vorbeigehen deutlich; er kam von den braunverwelkten Blättern der unteren Stengelregion. Der übrigens sehr schnell vergängliche Duft zeichnet jedoch, wenn auch in schwachem Maße, die vertrocknenden Stengel und Blütenköpfe aus.

Der Nachweis der Verbindung geschah, wie ich früher für *Chrysanthemum segetum* angab, durch vorsichtige Mikrosublimation der braunverwelkten Blätter, wobei sich sowohl bei der Methode nach NESTLER als auch nach MOLISCH und TUNMANN ein Anflug von winzigsten, farblosen, das Licht doppelt brechenden Kriställchen bildete, die kräftig nach Cumarin rochen und bitterlich schmeckten.

1) ALEXANDER V. LINGELSHEIM, *Chrysanthemum segetum* L., eine Cumarinpflanze, in Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. XLIV (1927), 641.

Nach unsern jetzigen Kenntnissen[1]) sind noch die folgenden Vertreter der Kompositen durch einen Gehalt von Cumarin charakterisiert: *Ageratum mexicanum* (Syn. *A. brachystephanum* Sweet), *Eupatorium aromaticum*, *E. triplinerve*, *Liatris odoratissima*, *L. spicata*. WEHMER führt als cumarinhaltig hier noch an *Eupatorium africanum*, *E. Dalea*, *E. incarnatum* und beruft sich dabei auf „SCHIMMEL l. c. 1904, Okt. 115". Wie mir die Wissenschaftliche Abteilung der Firma SCHIMMEL & CO. A. G., Miltitz, die Güte hatte mitzuteilen, muß hier ein Irrtum vorliegen, da sich weder im Oktober-Bericht 1904 der Firma noch anderswo in denselben ein Referat über den Cumaringehalt dieser Arten findet. WEHMER nennt alsdann neben *Liatris spicata* noch *L. squarrulosa* unter Bezugnahme auf „SCHMIMMEL l. c. 1910, Okt. 140" als cumarinhaltige Pflanze. Auch dieses Zitat stimmt nach Angaben aus Miltitz nicht, da an dieser Literaturstelle nur von *L. spicata*, nicht aber von *L. squarrulosa* die Rede ist.

Bezüglich der Gattung *Rudbeckia* kann mitgeteilt werden, daß auch die überall kultivierte, vielfach verwildernde *Rudbeckia laciniata* L. wahrscheinlich zu den Cumarinpflanzen wird gerechnet werden müssen, denn an Resten der Grundblätter dieser Art aus dem Breslauer Botanischen Garten, die um diese Jahreszeit noch vorhanden waren, stellte ich einen leichten Cumarinduft fest. Der chemische Nachweis der Verbindung in der Pflanze soll später geführt werden.

---

1) Vgl. die Aufzählung in ALEXANDER V. LINGELSHEIM, Über neue Cumarinvorkommen in einheimischen Pflanzen, in Festschrift für ALEXANDER TSCHIRCH, Leipzig (1926), 153.

63. B. Helwig: Über die Frage der Heterorhizie bei Radix Valerianae officinalis.

(Mit Tafel XIX.)

(Eingegangen am 10. November 1928. Vorgetragen in der Novembersitzung.)

Unter Heterorhizie versteht TSCHIRCH die Erscheinung[1]), „daß ein und dieselbe Pflanze Wurzeln mit verschiedener Funktion und dementsprechend verschiedenem Bau bildet". Es war ihm dies zuerst bei *Radix Valerianae officinalis* aufgefallen. Auf Grund zahlreicher Untersuchungen auch an anderen Pflanzen sagt er[2]): „Diese Heterorhizie ist, wie unsere Untersuchungen lehren, eine bei den Dikotylen weit — man kann fast sagen allgemein — verbreitete Erscheinung. Der Fall ist relativ selten, wo ein und dieselbe Wurzel sowohl der Ernährung wie der Befestigung dient." Danach unterscheidet TSCHIRCH zwischen Ernährungs- und Befestigungswurzel. In seinem Handbuch der Pharmakognosie beschreibt er die Wurzeln von *Valeriana*[3]): „Aus der primären Bündelanlage, die meist triarch ist, aber dioctarch sein kann, entwickeln sich zwei ganz verschiedene Wurzeltypen: Ernährungswurzeln mit großem, stärkeführendem Mark und kleinen, weniggliedrigen, in einen Kreis gestellten, keine mechanischen Elemente führenden Gefäßteilen, und Befestigungswurzeln mit großem, strahlig gebautem, reichlich Libriform führendem Holzzylinder und kleinem Mark."

Auch DYE[4]) kommt bei seinen eingehenden Beobachtungen zu der Ansicht, daß bei *Valeriana* verschiedene Wurzeltypen entwickelt werden. Er unterscheidet bei seinen Kulturversuchen, die sich allerdings nur auf ein Jahr erstreckten, zwei Keimtypen, von denen der eine die Keimlingswurzel, d. h. die ganz jungen Wurzeln mit zentralem Gefäßbündel ohne Mark darstellt, der andere die „Ernährungswurzel" im Sinne TSCHIRCHs[5]).

„Der dritte Typus kommt nur bei älterem Material vor. Er zeigt eine starke Entwicklung des Holzteils und läßt, wenn wir

1) TSCHIRCH, Über die Heterorhizie bei Dikotylen. „Flora", Band 94, Jahrg. 1905, p. 71.

2) l. c. p. 71.

3) A. TSCHIRCH, Handbuch der Pharmakognosie II, 1 (1910—1912), p. 518.

4) C. A. DYE, Entwicklungsgesch. Unters. d. unterirdisch. Organe von *Valeriana* usw. Dissert. Bern, 1901.

5) l. c. p. 32

den anatomischen Bau desselben mit dem der zwei Keimtypen vergleichen, ziemlich sicher erkennen, daß er nicht aus diesen durch eine Umwandlung oder ein sekundäres Wachstum gebildet sein kann. Es ist sehr wahrscheinlich, daß er eine Neubildung darstellt." Etwas weiter heißt es: „Die Wurzeln des oben erwähnten zweiten Typus, die sowohl beim jungen als auch beim Handelsmaterial vorkommen, führen viel Stärke und zeigen eine reichliche Wurzelbehaarung. Dieselben sind als Ernährungswurzeln zu betrachten. Dagegen dienen die Wurzeln des dritten Typus, die nur beim Handelsmaterial vorkommen und bei denen die mechanischen Elemente so stark hervortreten, zur Befestigung, wie ihre starke Bildung von mechanischen Elementen zeigt. Sie sind also als Befestigungswurzeln zu betrachten."

Alsdann steht auch NEUBER, der zum Teil in Gemeinschaft mit TSCHIRCH gearbeitet hat, auf dem Standpunkt, daß Heterorhizie bei den Dikotylen weit verbreitet ist. Er sagt in seiner Arbeit[1]): „Im folgenden soll der Beweis erbracht werden, daß eine große Anzahl von bei uns einheimischen Pflanzen an ein und demselben Individuum zwei verschiedene Typen von Wurzeln ausbildet, nämlich solche, deren Hauptfunktion vorzugsweise in der Befestigung, und solche, deren Hauptfunktion in der Ernährung besteht." NEUBER bezieht sich in seiner Abhandlung wiederholt auf RIMBACH[2]). Derselbe hatte nämlich in seinen „Beiträgen zur Physiologie der Wurzeln" vier Typen von Wurzeln aufgestellt.

1. Nährwurzeln: Vorwiegend oder ausschließlich leitende Elemente im Zentralstrang und ein verhältnismäßig spärliches Rindenparenchym. Infolge Besitzes von Stereiden nicht kontraktil.

2. Starre Haftwurzeln: Reichliches Stereom ist das Hauptmerkmal. Sie befestigen in erster Linie die Pflanze im Boden, die Nahrungsaufnahme tritt dagegen sehr zurück.

3. Zugwurzeln: Stereiden fehlen, dafür ist ein umfangreiches, ausdauerndes Parenchym entwickelt. Sie können sich in der Längsrichtung zusammenziehen.

4. Speicherwurzeln: Nahrungsstoffe speicherndes, ausdauerndes Parenchym, oft knollig verdickt.

Dann hat RIMBACH auch darauf hingewiesen, daß einige Pflanzen mehrere dieser Typen zugleich besitzen können. So führt

---

1) E. NEUBER, Beiträge zur vergl. Anatomie der Wurzeln usw. Dissert. Bern, 1904, p. 54.

2) A. RIMBACH, Beiträge zur Physiologie der Wurzeln. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., 1899, p. 18—35.

er eine „Sonderung in Nähr- und Zugwurzeln“ an, z. B. bei *Allium ursinum*, und bei der Gattung *Bomarea* eine „Sonderung in Nähr- und Speicherwurzeln“. NEUBER erklärt nun, daß seine „Ernährungswurzeln“ ungefähr mit RIMBACHs „Nährwurzeln“, und seine „Befestigungswurzeln“ ungefähr mit RIMBACHs „starren Haftwurzeln“ zusammenfallen. In bezug auf *Valeriana* bestätigt NEUBER die Ergebnisse TSCHIRCHs, indem er darüber sagt[1]): „Beide eben beschriebenen Typen habe ich an einer größeren Anzahl verschiedener Wurzeln konstatieren können, und kann ich nur hinzufügen, daß ich ersterem als Hauptfunktion die der Ernährung zuschreibe, letzterem die der Befestigung.“

Indessen hat es auch nicht an Stimmen gefehlt, die sich gegen die Annahme einer Heterorhizie im Sinne von TSCHIRCH erhoben haben. In seinen Wurzelstudien betont H. v. ALTEN[2]), daß seine Untersuchungen im direkten Widerspruch zu den Resultaten TSCHIRCHs stehen. Er sagt[3]): „Alle angeführten Beispiele beweisen aber aufs deutlichste, daß TSCHIRCHs Auffassung der Heterorhizie zu verwerfen ist. Er schreibt Wurzeln die Funktion der Ernährung zu, die gar nichts damit zu tun haben, und spricht sie denen ab, denen sie eigentlich zukommt“. H. v. ALTEN stellt nämlich ebenfalls zweierlei Wurzeltypen auf, die er „Bereicherungswurzeln“ und „Ernährungswurzeln“ nennt. Allerdings versteht er unter Heterorhizie ganz etwas anderes als TSCHIRCH, er geht besonders von den dikotylen Holzpflanzen aus und meint den Unterschied von der Hauptwurzel und den zahlreichen Nebenwurzeln an ein und demselben Wurzelsystem. TSCHIRCHs Heterorhizie bezeichnet er als Dimorphismus. Unter „Bereicherungswurzeln“ versteht H. v. ALTEN[4]) jene dicken, durch ihr ausgedehntes Längenwachstum sofort auffallenden Gebilde, die im Wurzelsystem gleichsam die Pioniere sind, die der Pflanze neues Erdreich erobern. Ihnen kommt stets die höchste Anzahl der Xylemanfänge zu, die man in dem betreffenden Wurzelsystem findet. Die Ausbildung des Holzes wird im Anfang unterlassen und tritt erst in großem Spitzenabstand auf, der aber nach der Art wechselt usw. H. v. ALTEN ist der Ansicht, daß TSCHIRCH mit seinen „Ernährungswurzeln“ junge „Bereicherungswurzeln“ beschreibt, die infolge ihrer dicken Rinde und geringen Ausbildung des Holzkörpers ganz und gar nicht zur Ernährung geeignet seien. Er beruft sich dabei auf RIMBACH, der Wurzeln

1) l. c. p. 59.
2) H. v. ALTEN, Wurzelstudien. Bot. Zeitung 1909, I. Abt., Heft 10/11.
3) H. v. ALTEN, l. c. p. 183.
4) H. v. ALTEN, l, c. p. 178.

mit reichlichem Rindenparenchym und wenig oder keinen Stereiden zu den Zugwurzeln zähle. Er bezeichnet es als einen schweren Fehler, daß NEUBER und TSCHIRCH ihre „Ernährungswurzeln“ mit RIMBACHs „Nährwurzeln“ vergleichen, da beide nur den Namen miteinander gemein hätten. RIMBACH betone ausdrücklich, daß das Rindenparenchym in den Zugwurzeln im Verhältnis zum Zentralstrang weit umfangreicher sei als in den Nährwurzeln. Als „Ernährungswurzeln“ bezeichnet H. v. ALTEN dünnere bis haarförmige Wurzeln, deren Holzkörper sehr schnell, d. h. in einem kleinen Spitzenabstande kompakt wird. Ihr Charakteristikum sind die zahlreichen Wurzelhaare[1]). „Sie tragen nur in untergeordnetem Maße zur Bereicherung des Wurzelsystems bei, vielmehr dienen sie gemäß ihrer ganzen Einrichtung zur Beschaffung der nötigen Nahrung.“ Hieraus geht hervor, daß v. ALTENs „Ernährungswurzeln“ nichts mit TSCHIRCHs „Ernährungswurzeln“ zu tun haben, sondern eher, wenn auch nicht direkt, mit TSCHIRCHs „Befestigungswurzeln“ zu vergleichen sind. Ernährung und Befestigung müssen nach H. v. ALTEN zusammenfallen, da sie von denselben Bauprinzipien beherrscht werden; bei beiden kommt es auf eine starke Entwicklung des Holzkörpers an, das eine Mal zu leitenden, das andere Mal zu mechanischen Zwecken. Etwas näher wäre nun noch auf die Bezeichnung Dimorphismus einzugehen. H. v. ALTEN glaubt, daß TSCHIRCHs Wurzeltypen besonders auch in bezug auf *Valeriana* nur durch ihr Alter unterschieden wären. Deshalb führt er an[2]): „Als Dimorphismus haben wir dann, indem wir das Prioritätsrecht FREIDENFELDs wahren, das durch ungleiches Alter bedingte verschiedene Verhalten der Bereicherungswurzeln bei krautigen Pflanzen anzusehen.“ Etwas später hat dann auch FLASKÄMPER die Heterorhizie der Dikotylen im Sinne TSCHIRCHs stark angefochten. Er schreibt über die Baldrianwurzel[3]): „Bei *Valeriana officinalis* haben nun beide Typen ein Mark, der Unterschied besteht also lediglich in der Entwicklung des Holzkörpers. Da aber die Gefäße doch nicht nur zur Befestigung, sondern vor allem zur Stoffleitung, d. h. zur Ernährung dienen, ist nicht recht einzusehen, inwiefern die Wurzeln mit starkem Holzkörper nur der Befestigung dienen sollen, nicht auch der Ernährung, ja sogar noch mehr als die Wurzeln mit geringem Holzkörper, die TSCHIRCH „Ernährungswurzeln“ nennt.“ An einer anderen Stelle sagt er[4]):

1) H. v. ALTEN, l. c. p. 179.
2) H. v. ALTEN, l. c. p. 184.
3) P. FLASKÄMPER, Untersuchungen usw. „Flora“, Bd. 101 (1910), p. 187.
4) P. FLASKÄMPER, l. c. p. 188.

„Schon bei Betrachtung der TSCHIRCHschen Abbildungen, namentlich der von *Valeriana officinalis*, kann man sich der Vermutung nicht erwehren, daß die Befestigungswurzeln nichts weiter sind als ältere Stadien der Ernährungswurzeln. Diese Vermutung wurde auch im Verlaufe meiner Untersuchungen bestätigt." Bei *Valeriana* machte FLASKÄMPER folgende interessante Feststellungen. Im November ausgegrabene Wurzeln zeigten nur den Ernährungstyp, ebenso Exemplare, die aus der pharmazeutischen Sammlung des Instituts entnommen waren. Im Sommer des folgenden Jahres untersuchte er im Freien gesammeltes Material und konnte hieran beide von TSCHIRCH aufgestellte Typen finden. Er erklärt das Fehlen der „Befestigungswurzeln" im November damit, daß die Pflanzen noch zu jung waren und keine mechanischen Elemente in den Wurzeln gebildet hatten.

Trotz dieser Ansichten H. v. ALTENs und P. FLASKÄMPERs besteht TSCHIRCH auf seiner festgestellten Heterorhizie. Er betont dies ausdrücklich in seinem Handbuch der Pharmakognosie[1]): „Die Einwände von FLASKÄMPER (Flora 1910) gegen die Heterorhizie sind unberechtigt. Die Befestigungswurzeln sind nicht Alterszustände der Ernährungswurzeln."

Eine Einigung über Heterorhizie ist also nicht erreicht worden. Um diese Frage für *Radix Valerianae officinalis* eindeutig zu klären und zugleich die Widersprüche der einzelnen Autoren aufzudecken, untersuchte ich eine große Anzahl von Baldrianwurzeln. An dieser Stelle möchteich auch Herrn Professor GILG meinen Dank aussprechen für seine Anregung und sein gütiges Entgegenkommen bei dieser Arbeit. —

Bei meinen Wurzelstudien machte ich es mir zur Bedingung, möglichst zahlreiche Längs- und Querschnitte durch ein Objekt zu legen, um den Verlauf der Elemente von der Basis bis zur Spitze genau zu verfolgen. Ferner achtete ich besonders auf das Alter der Wurzeln, um recht viele Stadien zu erhalten und so ein lückenloses Bild von der Entwicklung zu bekommen. Das Alter spielt insoweit eine große Rolle, als Wurzeln gleicher Dicke durchaus nicht gleichaltrig zu sein brauchen, wie dies auch v. ALTEN ausdrücklich hervorhebt. Zunächst nahm ich Material aus dem Botanischen Garten zu Dahlem. Ich grub im Juli einige über 1 m hoch entwickelte blühende Stauden aus und untersuchte einige beliebige Wurzeln derselben. Eine sehr starke Wurzel, Figur II der Tafel, von ungefähr 15 cm Länge zeigt an der 5 mm dicken

1) A. TSCHIRCH, l. c. p. 519.

Basis folgende Elemente: Im Zentrum befindet sich ein großzelliger Markzylinder. Darum ist ein mächtiger Holzkörper entwickelt. Im inneren Teil desselben verlaufen die kleineren Gefäße in unregelmäßigen, dichten, konzentrischen Kreisen. Nach außen zu sind zahlreiche Gefäßstrahlen ausgebildet, die meist aus großlumigen Tracheen bestehen. Der gesamte Hadromteil ist mit sehr kräftigen Libriformfasern und Holzparenchym reichlich durchsetzt, besonders die Gefäßstrahlen sind in dichtes Stereom eingebettet. Das Kambium ist nahezu kreisförmig angelegt. Die Leptomelemente bilden einen schmalen Kreis, die Zellen sind oft stark obliteriert. Außerhalb dieser Partie liegt das Perikambium, das ebenfalls zum Teil zerdrückt ist. Die Endodermis ist stark verkorkt, ihre Zellen sind teils isodiametrisch, teils etwas tangential gestreckt. Die primäre Rinde ist durch das starke Dickenwachstum gesprengt und ist nur noch zur Hälfte erhalten, ebenso natürlich auch die kutinisierte Hypodermis und Epidermis. Auffallend ist das Verhältnis vom Gesamtwurzelradius zum Endodermisradius, es beträgt ungefähr 3 : 2. Verfolgt man den Verlauf der Zellelemente nach der Spitze zu, so ändert sich die Anordnung etwas. Das Mark nimmt einen immer kleineren Teil ein und ist in der Spitze nahezu vollkommen verschwunden. Auch die Libriformzellen treten nicht mehr so in den Vordergrund. Die Gefäße treten dichter zusammen. Die Rinde ist verhältnismäßig breiter, der Endodermisradius dagegen bedeutend kleiner infolge geringer Holzausbildung. Die Rinde ist im mittleren Teil nicht gesprengt, so daß auch die Hypodermis noch fast ganz erhalten ist. Es stellt diese Wurzel also die typische Befestigungswurzel TSCHIRCHs dar.

Eine zweite zarte Wurzel, Figur I der Tafel, aus demselben Rhizomkomplex besitzt eine Länge von 8 cm und einen Basisdurchmesser von 1 mm. Die Gewebeanordnung ist von der vorhergehenden recht verschieden. Im Zentrum ist wieder eine Markpartie entwickelt. Der Hadromteil ist sehr schmal, der Bündelverlauf ist ganz primär tetrarch. Dazwischen liegt das zartwandige Leptomgewebe, das mit dem Mark durch Strahlen in Verbindung steht, die die Gefäße voneinander trennen. Das Perikambium und die Endodermis sind einreihig. Die Endodermiszellen sind etwas tangential gestreckt und lassen die CASPARYschen Streifen erkennen. An die Endodermis schließt sich die primäre Rinde an. Sie besteht aus ziemlich großen abgerundeten Zellen, die in der Nähe der Hypodermis kleiner und tangential gestreckt sind. Nach außen folgt die kutinisierte Hypodermis, die aus großen isodiametrischen Zellen besteht, von denen jede einen Tropfen ätherisches

Öl führt. An diese Zellreihe schließt sich die ebenfalls kutinisierte Epidermis an, die sich aus kleinen, oft stark gekrümmten Zellen zusammensetzt. Bemerkenswert ist das Fehlen von Stereom in dieser Wurzel und der kleine Endodermisradius, der nur $^1/_6$ des Gesamtradius einnimmt. Den weitaus größten Raum nimmt die stärkereiche Rinde ein. Diese Wurzel würde nach TSCHIRCH einer jungen Ernährungswurzel entsprechen, bei der sich ein Kambiumstreif noch nicht gebildet, bei der also noch keine Ringbildung der Gefäße stattgefunden hat. Bei weiterer Durchmusterung wurden aber auch solche Stadien viel beobachtet.

Es unterliegt demnach keinem Zweifel, daß sich an blühenden Baldrianstauden Rhizomkomplexe finden, die beide von TSCHIRCH beschriebenen Wurzeltypen besitzen. Um nun die genaue Verteilung von libriformfreien „Ernährungswurzeln" und stark verholzten „Befestigungswurzeln" festzustellen, begann ich eine Reihe von Rhizomkomplexen systematisch zu untersuchen. Bei *Valeriana* wird nämlich zunächst ein Zentralwurzelstock gebildet, der im ersten Jahr nur Stengel und Blätter treibt und erst im zweiten Jahr einen Blütenstand. Im ersten Jahr erfolgt auch die Anlage einzelner Wandersprosse, die aber erst im zweiten Jahr zur völligen Entfaltung kommen und Nebenwurzelstöcke ausbilden, die sich ihrerseits wieder zu Zentralwurzelstöcken im dritten Jahr entwickeln, wenn die alten Mutterrhizome zu Grunde gegangen sind. Es hängen daher bei blühenden Stauden an einem Mutterrhizom stets zahlreiche mehr oder weniger eng anliegende Tochterrhizome. Ich sammelte deshalb im deutschen Mittelgebirge einige über 1,5 m hohe, in Blüte stehende Pflanzen und betrachtete zuerst nur die Wurzeln des stark ausgebildeten Mutterhizoms. Eine besonders kräftige Wurzel mit einer 4,5 mm dicken Basis zeigte ein auffallendes Dickenwachstum des Holzkörpers im oberen Teil. Der Bau ähnelt sehr dem der zuerst beschriebenen „Befestigungswurzel". Um ein großzelliges Mark sind zahllose Sekundärgefäße entstanden, die von umfangreichen kompakten Libriformstrahlen umgeben sind. An den breiten Holzzylinder schließt sich durch das Kambium getrennt der Siebteil, der einen schmalen, oft zusammengefallenen Ring darstellt. Die auf die stark verkorkte Endodermis folgende schmale primäre Rinde ist zum Teil zerrissen. Der Endodermisradius beträgt fast $^3/_4$ des Gesamtwurzelradius. Im unteren Teil der Wurzel dagegen nimmt der Endodermisradius nur noch die Hälfte ein. Auch sind in der Spitzenregion Rinde und Hypodermis noch kaum beschädigt. Die Stereom-Ausbildung nimmt von der Basis zur Spitze zu ab. Als zweite Wurzel des Mutterrhizoms

suchte ich eine mehr mittlere aus. Sie maß an ihrer Basis 2 mm im Durchmesser, in der Nähe der Spitze 0,8 mm. Die obere Region stellt einen echten Befestigungstyp dar. Allerdings ist das Dickenwachstum nicht soweit fortgeschritten wie bei der vorhergehenden. Der Endodermisradius beträgt kaum mehr als die Hälfte des Gesamtradius. Die Anfänge der Sekundärbildung lassen sich noch besser erkennen. Die primäre Rinde ist ziemlich vollständig erhalten mit Hypodermis und Resten der Epidermis. Sehr auffällig ist der Verlauf der Gewebe nach dem unteren Teil der Wurzel zu. Die Libriformfasern verschwinden mehr und mehr. In der Spitzenregion ist keine Spur von mechanischen Elementen mehr zu finden. Der Gefäßbündelverlauf wird immer einfacher. Gegen die Spitze zu läßt sich die strahlige Primäranordnung teilweise noch gut erkennen, die Ausbildung von Folgegefäßen hat erst in einem einschichtigen Kreise begonnen. Der Endodermisradius hat sich erst auf $^1/_3$ des Gesamtradius ausgedehnt. Aus alledem geht hervor, daß die Spitzenregion den Charakter einer TSCHIRCHschen Ernährungswurzel besitzt, während der basale Teil einer Befestigungswurzel entsprechen würde.

Für die dritte Untersuchung wurde eine dünne, biegsamere Wurzel des Mutterrhizoms ausgesucht. Der Gefäßbündelverlauf im basalen, 2 mm dicken Teil ist noch nicht sehr viel über den primären radialen Zustand hinausgekommen. Sekundäre Gefäße durchziehen erst in geringer Zahl den Holzkörper. Dennoch aber erstrecken sich überall Libriformzellen zwischen den Gefäßen, die Verholzung hat sogar teilweise auf das Mark übergegriffen. Für den erst entstehenden Befestigungstyp sprechen auch die kleine Endodermis und die breite Rinde. Nach der Spitze zu verlieren sich wie im vorhergehenden Fall die Stereomelemente ganz, die Gewebeverteilung entspricht ganz einer TSCHIRCHschen Ernährungswurzel. In gleicher Weise wurden fast sämtliche Wurzeln des Zentralwurzelstockes, die die 1,5 m hohe Staude ernähren und befestigen mußten, untersucht. Sie sind alle bis auf eine dünne Wurzel, die an der Basis fast keine Verholzung aufweist, mit reichlichen Libriformfasern im oberen Teil versehen und stellen den von TSCHIRCH beschriebenen Typ der „Befestigungswurzel“ dar. Demnach müssen also auch diese die Staude ernähren können und ebensogut als Ernährungswurzeln fungieren, worauf auch schon die große Zahl der Gefäße im Libriform hindeutet. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß viele nach der Spitze zu ihr Stereom verlieren und in TSCHIRCHs Ernährungswurzeln übergehen.

Nachdem so der Wurzelbau des Mutterrhizoms klargelegt war, betrachtete ich die Wurzeln eines diesjährigen Tochterrhizoms. Beide hingen durch einen kurzen Ausläufer zusammen. Das Tochterrhizom besaß nur einige 20 cm hohe Stengel mit Blättern. Zunächst untersuchte ich eine besonders lange Wurzel mit 2 mm dicker Basis. Das Zentrum erfüllt eine verhältnismäßig große Markpartie. Darum erstreckt sich ein ringförmiger Gefäßteil mit noch deutlich erkennbarem hexarchem Primärbau. Der Sekundärbau hat eben erst begonnen. Das Kambium verläuft wellenförmig und wird an den Enden der primären Gefäßstrahlen von Markstrahlen unterbrochen. Der Siebteil liegt zwischen den primären Gefäßstrahlen. Perikambium und Endodermis sind einreihig ausgebildet. Die Endodermiszellen lassen noch die CASPARYschen Streifen erkennen. Die primäre, stärkereiche, sehr breite Rinde ist vollkommen erhalten. Die Hypodermis besteht aus regelmäßigen, großen isodiametrischen Zellen, die reichlich ätherisches Öl enthalten, sie sind ebenso wie die kleineren Epidermiszellen kutinisiert. Nach dem unteren Teil zu geht der Gefäßbündelverlauf ganz in den primären über. Es ist eine tetrarche Anlage vorhanden. Eine andere, recht lange, reichverzweigte und starke Wurzel aus dem untersten ältesten Teile des Tochterrhizoms — Länge 11 cm, Basis 2 mm, Spitze 0,5 mm im Durchmesser — zeigt ebenfalls in ihrer ganzen Ausdehnung kein Libriform. Sie stellt den Ernährungswurzeltyp von TSCHIRCH dar, genau so wie die vorhergehende, der sie in allen wesentlichen Teilen gleicht. Der Gefäßbündelzylinder nimmt nur etwa den 4. Teil der Wurzel ein. Eine dritte Wurzel des jungen Rhizoms besitzt nur eine Länge von 6 cm, der Durchmesser des basalen Teiles mißt 1 mm und verjüngt sich in der Spitze bis auf 0,1 mm. Auch im oberen Abschnitt fehlt hier die beginnende Sekundäranlage, alle Gewebe sind noch primär. Um zu erproben, ob überhaupt mechanische Elemente entwickelt sind, suchte ich die kräftigste Wurzel des jungen Rhizoms aus. Es ist wiederum der Gefäßteil schwach und schmal entwickelt, während die Rinde einen breiten Raum einnimmt. Die strahlige Primäranordnung ist noch kaum in die Sekundäranordnung übergegangen. Stereom ist nirgends ausgebildet. Auch alle übrigen Wurzeln des Tochterrhizoms sind libriformfrei. Hiermit ist die wichtige Tatsache festgestellt, daß das jugendliche diesjährige Rhizom nur Ernährungswurzeln nach TSCHIRCH besitzt, während das zweijährige Mutterrhizom fast ausschließlich kräftige Befestigungswurzeln nach TSCHIRCH entfaltet hat. Da es als ausgeschlossen gelten kann, daß das Mutterrhizom sämtliche „Ernährungswurzeln“.

die es im ersten Jahr besessen haben muß, verloren hat und von neuem im zweiten Jahr seiner Entwicklung nur „Befestigungswurzeln“ angelegt hat, so kann wohl mit Recht gefolgert werden, daß in diesem Falle des wildwachsenden Baldrians aus den „Ernährungswurzeln“ „Befestigungswurzeln“ gebildet werden. Dies widerlegt auch die Angabe DYEs[1]), „daß das Rhizom, um diese kräftigen, oberirdischen Teile im Boden zu befestigen, im Anfang des zweiten Jahres neue Wurzeln bildet, die nur für diese Befestigung gebildet werden usw.“ Eine wichtige Stütze meiner Annahme liegt ferner darin, daß man bei jüngeren, dünneren „Befestigungswurzeln“ in der Spitzenregion noch keine Verholzung findet, sondern dieselbe in der Spitzenregion erst bei älteren, dickeren voll durchgeführt ist. Bei einer nicht systematisch vorgenommenen Untersuchung kann allerdings meine Feststellung leicht übersehen werden, denn beim Ausgraben des Rhizoms sitzen die Tochterrhizome oft so eng am Mutterrhizom, daß die durcheinander geschlungenen Wurzeln, zumal schon die jüngsten schnell in die Länge gewachsen sind, sämtlich von einem Wurzelstock zu kommen scheinen und einen gleichaltrigen Eindruck erwecken. Ich wäre dann wieder zu demselben Ergebnis gekommen, wie ich es im Anfang geschildert habe, es wären teils „Ernährungs-“ teils „Befestigungswurzeln“ gefunden worden. Zum Beweise, daß der eben beschriebene Fall nicht eine Ausnahme darstellt, untersuchte ich noch eine zweite Mutter-Tochterrhizomgruppe von einer im Freien gewachsenen Baldrianstaude aus Hessen. Ich achtete darauf, daß das Tochterrhizom schon etwas älter und kräftiger ausgebildet war als im ersten Fall.

Die am stärksten entwickelten und ältesten Wurzeln aus dem untersten Teil des Mutterrhizoms besitzen erwartungsgemäß in dem bis 5 mm dicken oberen Teil einen mächtigen strahligen Holzkörper mit sehr viel Libriform, nach der Spitze zu nimmt die Verholzung mehr und mehr ab. Die schwächeren und dünneren Wurzeln aus dem oberen Teil des Mutterrhizoms mit einem Durchmesser von 1,7—3 mm an der Basis zeigen oben stets Verholzung, während die ca. 0,2—0,4 mm dicken Spitzen meist eine typische Primäranordnung mit 5 Gefäßstrahlen ohne jede Andeutung von Libriform erkennen lassen. Bei der Suche nach besonders dünnen und biegsamen Wurzeln wurde eine mit einer 2,5 mm dicken Basis angetroffen, dieselbe ist aber auch stark verholzt, selbst bis zur Spitzenregion hinunter lassen sich Libriformzellen verfolgen. Nur

1) l. c. p. 33.

eine einzige Wurzel des Mutterrhizoms, die ein kurzes, oberes, verdicktes Stück besitzt und dann sofort sehr schmal wird, besitzt keine mechanischen Elemente.

Das zugehörige Tochterrhizom, daß, wie gesagt, kräftiger als das erste untersuchte war, zeigt folgende Verhältnisse. Die dünneren, biegsamen Wurzeln sind vollkommen libriformfrei. Auch die kräftigeren bis 3 mm dicken Wurzeln mit einem Endodermisradius, der $^2/_5$ des Gesamtradius mißt, weisen nirgends Verholzung auf, die sekundäre Gefäßbildung hat meistens kaum erst begonnen. Nur einige der kräftigsten Wurzeln mit einer 3—3,5 mm dicken Basis zeigen sehr schön eine beginnende Verholzung des Xylems, Figur III der Tafel. In einem schmalen Libriformkranz liegen die einzelnen Gefäße eingebettet. Aber schon die Mitte, Figur IV der Tafel, mit einem Durchmesser von 2,5 mm besitzt ein rein hexarches Bündel ohne jegliche Verholzung oder sekundäre Gefäßbildung.

Also auch bei dieser Gruppe fast die gleichen Verhältnisse wie bei der ersten. Das zweijährige Rhizom hat beinahe ausnahmslos Wurzeln mit mechanischen Elementen ausgebildet, während das diesjährige Rhizom erst ganz vereinzelt bei einigen dickeren Wurzeln im obersten Teil beginnende Verholzung erkennen läßt, also Übergangstypen geschaffen hat; die große Mehrzahl der Wurzeln des Tochterrhizoms ist noch im Zustande der „Ernährungswurzel". Es unterliegt demnach keinem Zweifel, da ungefähr sämtliche Stadien von der primärsten Anlage bei den jüngsten Wurzeln bis zu der stärkst entwickelten Sekundäranlage mit reichlichem Libriform bei den ältesten dicken Wurzeln aufgetreten sind, daß die „Befestigungswurzeln" stets aus „Ernährungswurzeln" gebildet werden.

Zum Schluß unterzog ich noch einige Rhizome aus dem Botanischen Garten einer Untersuchung, um festzustellen, ob bei kultivierten Pflanzen gleiche Umstände vorherrschen wie bei den freiwachsenden. Es seien kurz die Ergebnisse einer mannshohen, blühenden Staude wiedergegeben. Das Mutterrhizom, das der ansehnlichen Pflanze mit ihrem derben Stengel, den großen Blättern sowie dem reichhaltigen Blütenstand einen festen Halt im Boden geben muß, ist selbst sehr stark verholzt, von den ca. 60 Wurzeln sind sämtliche an der Basis verholzt und zeigen einen großen Zentralzylinder sowie eine schmale Rinde. Ein diesjähriges, mit dem Mutterrhizom noch durch einen Ausläufer verbundenes junges Tochterrhizom besitzt dagegen nur Wurzeln mit primärem, radialem Bau oder schwach ausgebildetem, ringförmigem Sekundärbau;

mechanische Elemente sind bei keiner einzigen Wurzel festzustellen. Interessant ist bei dem Tochterrhizom, daß verschiedene Wurzeln schon eine ansehnliche Länge von 15 cm besitzen, daß demnach später beim Übergang zum Befestigungstypus ein ansehnliches Längenwachstum kaum mehr stattfindet, sondern in erster Linie ein Wachstum des Holzkörpers. Im ganzen also auch bei den kultivierten Pflanzen wieder dieselbe Erscheinung wie bei den freiwachsenden.

Nachdem so der anatomische Bau von jüngeren und älteren Wurzeln sowie die Entwicklungsgeschichte klargelegt war, untersuchte ich die im Handel befindliche Baldriandroge. Sie besteht aus Rhizomen mit Wurzeln, die nach ungefähr einem Jahr dauernder Kultur im Herbst gegraben werden. Die Wurzeln von der Handelssorte „*Radix Valerianae Hercyn. tot.*“ zeigten folgende anatomische Beschaffenheit: Eine verhältnismäßig dünne Wurzel mit einem Durchmesser von 1,4 mm im oberen Teil besitzt einen kleinen Zentralzylinder mit einem ungefähr 0,3 mm breiten Durchmesser. Von der Basis ab verlaufen 9 Strahlen von je 4—5 Gefäßen, zwischen den Wasserleitungsbahnen erstrecken sich die Siebröhren. Libriformfasern sind nicht ausgebildet. Im Zentrum sind große stärkereiche Markzellen. Nach der Spitzenregion zu nehmen die Gefäßstrahlen ab, es sind dort nur 7 radiale Bündel vorhanden. Ebenso wird das Mark immer kleiner. Die primäre Rinde dagegen ist überall sehr breit entwickelt. — Eine andere kräftigere Wurzel, Figur V der Tafel, ist im basalen Teil 3 mm dick. Ihr Holzkörper ist wiederum sehr schmal. Der primäre hexarche Bau der Gefäßbündel ist schon in den sekundären übergegangen. Allerdings sind die Folgegefäße erst in einem einreihigen Ring angelegt. Zwischen sekundärem Hadrom und Leptom liegt ein junges Kambium. Die Endodermiszellen sind etwas tangential gestreckt und noch nicht vollkommen verkorkt, deutlich ist der CASPARYsche Streifen erkennbar. Die Rinde ist etwa 4mal so breit wie der Zentralzylinder. Also würde auch diese Wurzel wie die vorhergehende, da ihr Stereom vollkommen fehlt, zu TSCHIRCHs Ernährungswurzeln zählen.

Zahlreiche andere Wurzeln besitzen immer wieder eine ähnliche Ausbildung, oder es sind weitere Zwischenstufen zwischen dem primären radialen Bau der Bündel und dem beginnenden kreisförmigen Bau zu erkennen. Von einem kompakten Holzkörper ist bei keiner Wurzel dieses Rhizoms etwas zu sehen.

Erst bei genauer Musterung fand ich ein Rhizom, das zahlreiche Wurzeln aufweist, die bei einer durchschnittlichen Dicke

von 2,5 mm an der Austrittsstelle aus dem Rhizom eine sekundäre Gefäßbündelanlage in einem schmalen Libriformkranz ausgebildet haben. Der Zentralzylinder ist ungefähr halb so breit wie die gesamte Wurzel. Indessen schon von der Mitte ab bis zur Spitze sind keine Stereomelemente mehr vorhanden. Der in der Mitte ca. 1,5 mm breite Querschnitt zeigt noch verhältnismäßig viele Gefäße, aber die primäre, strahlige Anordnung ist teilweise noch gut zu erkennen. Das Zentrum füllt Mark aus. Auch die kleine Endodermis dokumentiert in der Mitte den „Ernährungstyp", während die Basis den beginnenden „Befestigungstyp" darstellt. Wichtig ist auch bei diesem Fall, daß nicht nur eine Wurzel den beschriebenen Bau zeigt, sondern das alle mehr oder weniger ähnlich ausgebildet sind, daß also bei allen die Tendenz zur Libriformbildung schon vorhanden ist.

Ganz besonders interessant war schließlich ein Rhizomkomplex aus dem Handelsmaterial, an dem scheinbar TSCHIRCHs Ansicht der Heterorhizie volle Geltung hatte. Auf den ersten Blick waren ca. 50—75 Wurzeln erkennbar, die alle zu den „Ernährungswurzeln" zu zählen waren, außerdem aber traten sehr deutlich einige wenige außerordentlich dicke, starre und feste Wurzeln hervor, die unzweifelhaft zu den TSCHIRCHschen „Befestigungswurzeln" gehörten. Letztere saßen ganz zu unterst in der Mitte des biegsamen Wurzelbündels. Erst ein genaues Betrachten durch Entfernen sämtlicher „Ernährungswurzeln" legte den eigentlichen Sachverhalt klar. Mit einem alten vorjährigen Rhizom, das die wenigen stark verholzten Wurzeln trug, waren drei junge diesjährige Rhizome äußerst eng verbunden. Zuweilen unterbleibt nämlich die Bildung von Wandersprossen, und die neuen Achsen „entstehen unmittelbar in der Achsel der Grundblätter des Mutterstockes"[1]). Die jüngeren Rhizome trugen sämtlich zahlreiche unverholzte „Ernährungswurzeln".

Das vorwiegende Auftreten von libriformfreien, biegsamen „Ernährungswurzeln" bei der Droge erklärt sich daraus, daß die Rhizome schon nach einer ein Jahr dauernden Kultur gegraben werden, während die stark verholzten Wurzeln erst im zweiten Jahr zu finden sind. Auch gerade die Übergangstypen, die nur an der Basis Verholzung aufweisen und schon in weitem Spitzenabstand eine primäre Anlage zeigen, haben darin ihre Begründung. Im Herbst zur Erntezeit verschwinden die zweijährigen alten verholzten Wurzeln allmählich, während die einjährigen nach und nach vom „Ernährungstyp" in den „Befestigungstyp" übergehen.

---

1) TSCHIRCH, Handbuch der Pharmakognosie II, 1. p. 512.

Zusammenfassung.

Meine gesamten Untersuchungen an *Valeriana officinalis* sprechen durchaus gegen das Vorhandensein einer Heterorhizie im Sinne TSCHIRCHs. Es werden nicht zwei ganz verschiedene Wurzeln angelegt, von denen die einen nur zur Ernährung, die anderen nur zur Befestigung dienen. Die „Ernährungswurzeln" TSCHIRCHs sind die jungen Stadien der Baldrianwurzel, die „Befestigungswurzeln" TSCHIRCHs die Altersstadien derselben Wurzeln. Das zeigt einmal der anatomische Bau. Die sogen. Ernährungswurzeln besitzen entweder ganz primären radialen Bau der Bündel oder eine junge kreisförmige Anlage der Gefäße. Im Zentrum befindet sich das Mark. Der gesamte Zentralzylinder pflegt sehr klein zu sein, und um die Endodermis herum wird sehr reichlich parenchymatisches Rindengewebe aufgebaut. Mechanische Elemente fehlen den Jugendstadien vollkommen. Die sog. Befestigungswurzeln dagegen enthalten einen mächtigen, strahlig gebauten Holzkörper, der sehr reichlich und kräftig entwickeltes Libriform und Gefäße besitzt. Das Verhältnis vom Zentralzylinder zur Rinde hat sich umgekehrt. Die Rinde nimmt nur noch einen schmalen Streifen um den in die Dicke gewachsenen Holzzylinder ein. Im Zentrum befindet sich auch hier meist Mark. Für die Entstehung der „Befestigungswurzeln" aus den „Ernährungswurzeln" spricht alsdann unzweifelhaft die Tatsache, daß an jungen Rhizomen fast ausschließlich die „Ernährungswurzeln" gefunden werden, während die älteren Rhizome vom vorhergehenden Jahre zur Blüte und Fruchtzeit beinahe ohne Ausnahme Befestigungswurzeln tragen. Bei vielen älteren Wurzeln ist außerdem an ein und derselben sehr gut zu erkennen, wie die Basis eine typische „Befestigungswurzel", die Spitze dagegen noch eine ausgesprochene primäre „Ernährungswurzel" darstellt. Diese Entwicklungsvorgänge erklären uns auch, daß DYE bei seinen einjährigen Kulturversuchen keine „Befestigungswurzeln" auftreten sah, sondern daß dieselben (sein sog. 3. Typus) nur bei älterem Material zu finden waren. Ferner leuchtet ein, weshalb FLASKÄMPER im November des ersten Jahres nur „Ernährungswurzeln" beobachtete und erst im Sommer des nächsten Jahres auch „Befestigungswurzeln". Schließlich ist es auch verständlich, daß die Droge, die vor der Blüte schon nach einem Jahre gegraben wird, in der Hauptsache Wurzeln ohne mechanische Elemente enthält oder solche mit erst beginnender Verholzung an der Basis.

Aus dem vorwiegenden Vorkommen von „Ernährungswurzeln" im ersten Jahre und „Befestigungswurzeln" im zweiten Jahre geht auch hervor, daß die „Befestigungswurzeln" mindestens ebensogut

der Ernährung wie der Befestigung dienen müssen, womit der Name „Befestigungswurzel“ hinfällig wird. Ebenso müssen die „Ernährungswurzeln“ jugendlicher Rhizome neben der Ernährung auch in dem Maße, wie es die junge Pflanze verlangt, der Befestigung genügen. Etwas näher möchte ich noch auf die Angabe H. v. ALTENs eingehen, daß TSCHIRCHs Ernährungswurzeln ganz und gar nicht zur Ernährung geeignet wären. Wenn man Haupt- und Nebenwurzeln der „Ernährungswurzel“ nicht gesondert betrachtet, sondern sie als ganzes nimmt, kann man ihr natürlich die Funktion der Ernährung keineswegs abstreiten. Überhaupt bin ich mit FLASKÄMPER der Meinung, daß auch H. v. ALTENs „Heterorhizie“ eine überflüssige Bezeichnung, zumal bei *Valeriana officinalis*, ist. Die von einer Wurzel ausgehenden Nebenwurzeln sind immer einfacher gebaut und weisen vielfache Reduktionen in bezug auf Rinde, Gefäße und Mark auf. Ihre feinen Verzweigungen mit zahlreichen Wurzelhaaren sind natürlich für eine Ausnutzung des Bodens in erster Linie geeignet, aber besser betrachtet man doch wohl die Nebenwurzeln mit der Hauptwurzel zusammen. Von einer Heterorhizie kann also bei *Valeriana officinalis* in keiner Hinsicht gesprochen werden.

Figurenerklärung der Tafel XIX.

In sämtlichen Figuren bedeutet h = Hypodermis, r = Rinde, e = Endodermis. m = Mark.

Figur I stellt die Basis einer jungen Baldrianwurzel dar.

Figur II stellt die Basis einer älteren Baldrianwurzel dar.

Figur III stellt die Basis einer Baldrianwurzel dar, die im Begriff ist, Libriform auszubilden.

Figur IV stellt die Mitte derselben Baldrianwurzel dar, die noch keine Verholzung aufweist.

Figur V stellt die Basis einer Wurzel des Handelsmaterials dar ohne primäre Rinde.

64. Bruno Huber: Zur Physik der Spaltöffnungstranspiration.

I. Das maximale Diffusionsvermögen von Porenmembranen.

(Vorläufige Mitteilung.)

(Mit 4 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 11. November 1928. Vorgetragen in der Novembersitzung.)

Mußten die Spaltöffnungen nach Bau und Regulationsvermögen immer schon zu den raffiniertesten Einrichtungen des Pflanzenkörpers zählen, so zeigten die Untersuchungen von BROWN und ESCOMBE (1900) auf einmal auch ihre rein physikalische Leistungsfähigkeit für den Gasaustausch in einem ungeahnt hellen Lichte. Die beiden Verfasser entdeckten nämlich, daß die Diffusion durch feindurchlöcherte Platten keineswegs nur dem Flächenanteil dieser Löcher entspricht, sondern durch feine Poren entsprechend dem STEFANschen Durchmessergesetz bedeutend beschleunigt vor sich geht. So konnten sie voraussagen, „that a thin septum might be so pierced with a number of small perforations, arranged at suitable distances, that it would exercise but a small amount of obstruction on a diffusive flow, although the aggregate area of the perforations might represent only a small percentage of the total area of the septum".

Tatsächlich wurden in ihren Experimenten mit dünnen Zellulosefilmen, welche allerdings in Röhren eingespannt waren, die Beträge der freien Diffusion innerhalb der beträchtlichen Fehlergrenze bereits erreicht, wenn nur 11 % der Fläche mit Löchern besetzt waren[1]). Ihre Löcher waren aber im Vergleich zu den

---

1) Um Mißverständnisse zu vermeiden, mag hier gleich betont werden, daß dabei stets nur die praktische Annäherung an die Werte der freien Diffusion gemeint ist, worüber die Ausführungen von BROWN und ESCOMBE, JOST, RENNER und mir niemals einen Zweifel ließen: „Solange Länge und Durchmesser der Poren einen endlichen Wert haben, ist die Verdunstung durch ein perforiertes Septum theoretisch stets kleiner als die freie Verdunstung und nähert sich dieser um so mehr, je größer der Anteil der Spaltflächen an der Gesamtfläche und je kleiner Porenlänge und -durchmesser sind. Praktisch kann dabei die Verdunstung durch das Septum der freien Verdunstung, namentlich bei ruhiger Luft, außerordentlich nahekommen" (HUBER 1924, S. 83 Anm. 1). Das Problem der maximalen Porenverdunstung ist also keine Qualitäts-, sondern eine reine Quantitätsfrage, nicht, daß die Porenverdunstung kleiner, sondern daß sie nur so wenig kleiner ist als die freie, ist das Interessante.

Spaltöffnungen der Pflanzen so grob (Durchmesser 0,38 mm), daß sie nicht zögerten, für die Pflanze denselben Erfolg schon bei den üblichen Spaltarealen von 1 bis 3 % anzunehmen und die Pflanzenblätter als ein wunderbares Beispiel von Anpassung an Naturgesetze zu bezeichnen, „which with its minute apertures ... representing only 1 to 3 percent. of free area, yet allows a perfectly free interchange of gases".

Die Theorie von BROWN und ESCOMBE über die Diffusion durch die Spaltöffnungen enthält also zwei Aussagen, die mehr qualitative, daß die Diffusion durch Porenplatten bedeutend stärker ist, als dem Flächenanteil dieser Poren entspricht, und die quantitative, daß dank dieser beschleunigten Diffusion in günstigsten Fällen die Leistung der freien Diffusion erreicht werde. Während der erste Satz experimentell vollkommen zweifelsfrei begründet ist, handelt es sich beim zweiten Satz, sofern er für die tatsächliche Porengröße und -dichte der Spaltöffnungen gelten soll, um eine nur mit guter Wahrscheinlichkeit begründete Extrapolation von Befunden mit gröberen, aber dafür dichteren Poren.

Gegen diese zweite, engere Fassung der klassischen Ansicht, die inzwischen in alle Lehr- und Handbücher Eingang gefunden hatte (JOST, RENNER), wenden sich nun seit 1921 SIERP und seine Mitarbeiter. Während sich die Bedenken von SIERP und NOACK (1921)[1]) auf einen Rechenfehler zurückführen und damit entkräften ließen (STILES 1924, HUBER 1924), haben SIERP und SEYBOLD 1927, auf neue Experimente gestützt, wesentlich schwer wiegendere Einwände gegen die klassische Ansicht erhoben: sie hatten ein konstantes Gesamtporenareal von 3,12 mm^2 auf einer Fläche von 20×20 mm in immer feinere Poren aufgeteilt und hatten dabei wohl einen Verdunstungsanstieg von 6,4 % der freien Verdunstung bei einer Pore (2 mm Durchmesser) bis zu 42 % bei sechzehnhundert Poren (50 μ Durchmesser) beobachtet. Damit waren sie aber immer noch weit vom Wert der freien Verdunstung entfernt, und so schien es ihnen nicht ohne Grund fraglich, ob die geringfügige weitere Größenabnahme, die sie noch von den Dimensionen der Spaltöffnungen trennte, genügen würde, um die freie Verdunstung zu erreichen. Da ihnen auch theoretische Erwägungen gegen die klassische Ansicht zu sprechen schienen,

1) Unter dem Eindruck dieser Bedenken hat BENECKE in der 4. Auflage der „Pflanzenphysiologie" den alten Satz JOSTs durch die gegenteilige Angabe ersetzt, daß bei der stomatären Transpiration der Wert der freien Diffusion niemals zu erreichen sei.

so „glaubten sie genügende Argumente dafür beigebracht zu haben, daß . . . bei der Porentranspiration . . . sich eine Verdunstung ergibt, die stets kleiner ist als die einer freien Wasserfläche: die Transpiration strebt einem maximalen Wert zu, der kleiner ist als die Verdunstung der komparabeln freien Wasserfläche“ (SIERP und SEYBOLD 1928, Sperrung von mir)[1]). Die Beweisführung der beiden Verfasser wies aber doch eine sehr bedenkliche Lücke auf, auf die ich in einem Referat (Zeitschrift für Botanik 19. Bd. S. 551) hinwies: sie hatten zwar mit wechselnder Porengröße, aber mit einem konstanten, und zwar sehr niedrigen Gesamtporenareal von 0,8 % der untersuchten Fläche gearbeitet, eine zweite sehr wesentliche Variable in ihren Versuchen also überhaupt nicht berücksichtigt. Ich berief mich auf das reiche von WEISS gesammelte Material, wonach in der pflanzlichen Epidermis Spaltareale zwischen 1 und 2 % noch sehr häufig sind, ja gelegentlich solche bis zu 3,6 % vorkommen, und betonte die Wahrscheinlichkeit, daß die Berücksichtigung dieser höheren Porenareale die klassische Ansicht von der in günstigsten Fällen praktisch ungehemmten Diffusion rechtfertigen würde.

SIERP und SEYBOLD erwiderten (1928) auf diesen Einwand in ziemlich schroffer Form. Sie wandten sich u. a. gegen die lineare Extrapolation (deren Bedenklichkeit ich selbst schon in meinem Referat hervorgehoben hatte): „Wir können nicht ohne weiteres angeben, ob nicht die 1600 Poren . . . mit 42 % Transpiration schon einem Maximalwert so nahe sind, daß eine weitere Steigerung nicht mehr möglich ist, weder durch Exponentenerniedrigung noch durch Porenvermehrung“ (Sperrungen von mir)[2]).

Eine sichere Entscheidung für oder wider die klassische Ansicht war nur experimentell möglich. Ich habe daher eine solche versucht und, wie mir scheint, auch erzielt. Vor allem galt es im Hinblick auf die Bedenken, die SIERP und SEYBOLD gegen meine Extrapolation auf höhere Porenareale vorgebracht

1) Die Ablehnung der „Relativen Transpiration“, d. h. des Bezuges der Transpirationswerte auf die gleichzeitige freie Verdunstung steht in folgerichtigem Zusammenhang damit.

2) Auf die anderen Argumente kann erst in der ausführlichen Arbeit eingegangen werden. Zum gut Teil gelten sie bloß dem qualitativen Nachweis, daß die Porendiffusion kleiner sein muß als die freie, einer noch niemals bezweifelten Binsenwahrheit (siehe z. B. BROWN und ESCOMBE S. 264 Anm.), die mit unserer Quantitätsfrage nichts zu tun hat.

hatten, einmal das Gesetz zu ermitteln, nach dem die Verdunstung bei gegebener Porengröße mit zunehmender Porenzahl und damit steigendem Anteil der Poren an der Gesamtfläche (Porenareal) ansteigt. Denn merkwürdigerweise war man gerade diesen Verhältnissen seit den ersten Versuchen von BROWN und ESCOMBE[1]) immer aus dem Wege gegangen, mit Berufung darauf, daß bei gegenseitiger Störung der Eigenverdunstung der Einzelporen wesentlich kompliziertere Verhältnisse eintreten müßten. So hatte man für alle Porenversuche immer einen Abstand verlangt, bei dem sich die Poren in ihrer Verdunstung gegenseitig nicht stören, allerdings — wie noch zu zeigen sein wird — ohne auch nur ein einziges Mal bei kleinen Poren diese Bedingung wirklich zu erfüllen! In unserer Frage müssen wir nun aber von dieser alten Forderung grundsätzlich absehen, denn eine entscheidende Annäherung an die Höchstverdunstung ist, wie ich schon in meinem Referat hervorhob, ohne gegenseitige Beeinträchtigung der Wirkungsfelder ausgeschlossen!

Unsere Aufgabe ist es also, die Abhängigkeit der Porenverdunstung (y, stets in Bruchteilen der freien angegeben) vom Porenareal (x, in Bruchteilen der Gesamtfläche) festzustellen, und wir genießen dabei den Vorteil, daß bei der kurvenmäßigen Darstellung der Anfangs- und Endpunkt von vornherein gegeben sind; denn beim Porenareal 0 ist natürlich auch die Verdunstung 0, beim Porenareal 1 (freie Fläche) auch die Verdunstung 1. Durch verhältnismäßig wenige Punkte dazwischen gelingt es schon recht sicher, den Verlauf unserer Verdunstungskurve festzulegen.

Betrachten wir gleich eine solche Verdunstungskurve, und zwar für Poren von 1 qcm Größe (11,3 mm Durchmesser), welche in gleichmäßigen Abständen in eine Zinkblechfläche von 1 qdm Größe gebohrt waren (die Dicke des Blechs betrug 0,6 mm)[2]). Ich besaß Platten mit 1, 4, 9, 16, 25, 36, 49 und 64 Löchern und schließlich einen Blechrahmen mit einer freien Ausnehmung von 1 qdm. Sämtliche Platten wurden mit Vaseline auf Glasplatten

1) BROWN und ESCOMBE haben in ihrer klassischen Arbeit den Einfluß der Porendichte auf die Diffusion untersucht, nur genügen ihre Experimente den heutigen Anforderungen nicht mehr, da bei ihnen das durchlöcherte Septum in eine Röhre eingespannt wurde und sowohl von der CO_2-absorbierenden Oberfläche wie dem freien Raum mehrere Zentimeter entfernt war.

2) Sämtliche Porensätze, mit Ausnahme des ganz feinen mit den 50 μ-Poren, hat der technische Assistent unseres Institutes, Herr LEO BARTMANN, mit höchster Genauigkeit hergestellt, wofür ihm auch hier herzlich gedankt sei.

aufgedichtet, nachdem zwischen Blech- und Glasplatte vier Lagen feuchten Filtrierpapiers gebracht worden waren, welche durch genügend lange Zeit eine ungeschwächte Verdunstung ermöglichten. Die Größe der Verdunstung wurde durch Wägung bestimmt. Die festgestellten Werte sind aus der Kurve b in Abb. 1 zu entnehmen. Wir sehen deutlich, daß die Kurve gegenüber der der Flächenproportionalität entsprechenden Geraden a nach links ausbiegt,

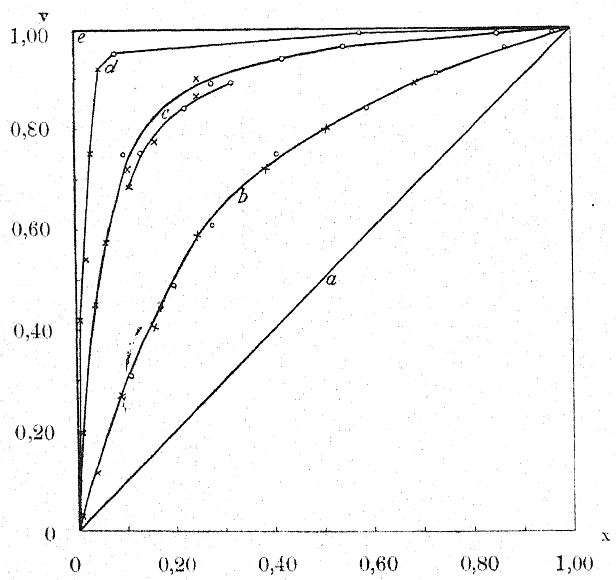


Abb. 1. Relative Verdunstung (y, in Bruchteilen der freien Verdunstung) als Funktion des Porenareals (x, in Bruchteilen der Gesamtfläche). Die Kurven a—e beziehen sich auf verschiedene Porengrößen: a) Grenzkurve für unendlich große Poren (Flächenproportionalität); b) Kurve für 1-qcm-Poren; c) Kurve für 1-qmm-Poren (die zweite Teilkurve stammt von einem anderen Versuch); d) Kurve für 2000-μ^2-Poren; e) Grenzkurve für unendlich kleine Poren. In allen Kurven sind die empirisch bestimmten Punkte mit Kreuzen, ihre Spiegelbilder in bezug auf die Diagonale mit Ringen bezeichnet.

d. h. daß wenige Poren schon eine verhältnismäßig stärkere Verdunstung leisten als ihrem Anteil an der Gesamtfläche entspricht. Die Verdunstung pro Quadratzentimeter Porenfläche beträgt nämlich, wenn wir die bei der freien Verdunstung gleich 1 setzen (Abb. 2, Kurve b):

bei 1 Pore	3,2	bei 25 Poren	2,36
„ 4 Poren	3,2	„ 36 „	1,85
„ 9 „	3,0	„ 49 „	1,57
„ 16 „	2,52	„ 64 „	1,29

Entsprechend diesem stetigen Abfall der auf die Einheit des Porenareals bezogenen Verdunstung mit zunehmender Porenzahl nimmt auch in Fig. 1 die Steigung unserer Kurve stetig ab; immerhin ist die Steigung bis zu einem Porenareal von ca. 32 % größer als die der Geraden a, bei diesem Porenareal ist also die Differenz zwischen der der Flächenproportionalität ent-

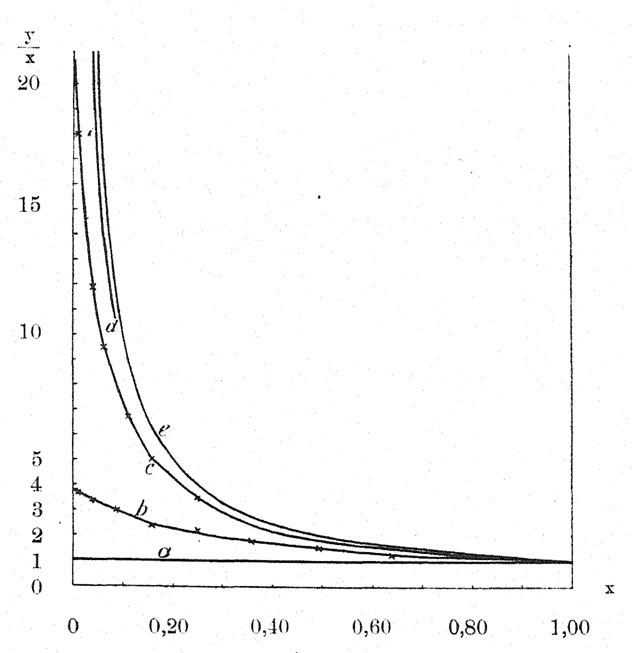


Abb. 2. Spezifische Verdunstung $\left(\frac{y}{x}\right)$ bei verschiedenem Porenareal (x): Die Verdunstungswerte der Abb. 1 sind auf die Einheit der Porenfläche umgerechnet worden. Kurvenbezeichnung wie in Abb. 1. Kurve b ist nach der im zweiten Teil angegebenen Formel korrigiert, die empirischen Werte finden sich im Text.

sprechenden und der tatsächlichen Verdunstung am größten, die Leistung der Porenplatte optimal (Abb. 3).

Wie liegen nun die Verhältnisse, wenn wir statt 1-qcm-Poren kleinere Poren vor uns haben? Darüber gibt die für 1-qmm-Poren (in 0,13 mm dicken Kupferfolien von 1 qdm Größe) ermittelte Kurve Aufschluß (Abb. 1, Kurve c). Die Leistungsfähigkeit perforierter Membranen für die Verdunstung erscheint bedeutend verstärkt; die Kurve biegt weit stärker nach links aus und erreicht in raschem Anstieg bei 25 % Porenareal ca. 90 % der freien Verdunstung; die optimale Leistungsfähigkeit wird bereits bei einem

Porenareal von ca. 17 % mit einem Überschuß von 66 % über den Flächenproportionalitätswert erreicht: das Optimum hat sich also zu einem niedrigeren Porenareal verschoben, und zugleich ist sein Ausmaß bedeutend gestiegen (Abb. 3).

Bei weiterer Abnahme der Porengröße müssen die eben geschilderten Erscheinungen immer schärfer zum Ausdruck kommen: wir müssen der freien Verdunstung immer mehr und bei immer kleineren Porenarealen nahekommen, bis schließlich im Grenzfall

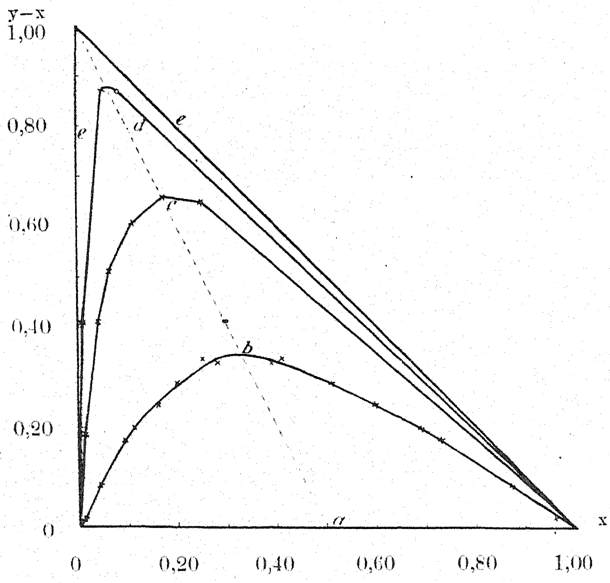


Abb. 3. Überschuß der Porenverdunstung über den der Flächenproportionalität entsprechenden Betrag (y—x) zur Veranschaulichung der optimalen Leistungsfähigkeit verschieden feinporiger Platten. Kurvenbezeichnung wie in Abb 1.

bei unendlich feinen Poren schon beim Porenareal Null (d. h. einem unendlich kleinen) die freie Verdunstung erreicht wird (Abb. 1, Kurve e). Zwischen der 1·qmm-Kurve und dieser Grenzkurve gilt es nun, die Kurve für Poren von Spaltöffnungsgröße festzulegen. Das ist augenblicklich noch nicht möglich, wohl aber können wir mit Hilfe der ZEISSschen Kupferfolien mit 50 μ-Poren die Kurve für Poren bestimmen, die sich von den Luftspalten der Pflanzen nur noch um das 3- bis 10fache ihres mittleren Durchmessers unterscheiden. Auf Anfrage bei der Firma ZEISS, ob sie analog den für SIERP und SEYBOLD hergestellten Kupferfolien (Dicke 20 μ) Folien mit noch dichterer Porenbesetzung herstellen könnten,

erhielt ich nach längerer Prüfung der technischen Möglichkeiten den erfreulichen Bescheid, daß ihre Apparatur nunmehr gestatte, auf Kupferfolien bis zu 100 Poren von 50 μ Durchmesser pro qmm anzubringen. Zugleich erhielt ich probeweise eine Folie mit 25 Poren pro qmm (Porenareal 5 %).

Schon die ersten Versuche mit dieser Folie ergaben eine volle Bestätigung meiner Anschauung: in fünf Versuchen blieb die Verdunstung meiner Folie im Mittel nur 8 (5—12) % hinter der Verdunstung einer vollständig gleich montierten freien Filtrierpapierfläche von 20×20 mm zurück. So sehr ich dieses Ergebnis theoretisch erwartet hatte, so überraschend ist es doch stets von neuem für den experimentierenden Forscher: er sieht im Versuchsraum nebeneinander die freie Filtrierpapierfläche und die Kupferfolie, die dem freien Auge nur fein punktiert erscheint, und muß sich durch Wägung immer wieder überzeugen, daß in der Verdunstungsgröße beider kaum ein Unterschied besteht[1]). In späteren Versuchen gelang es trotz sorgfältiger Säuberung der Folie nicht immer, die Ergebnisse der ersten Wägungen restlos zu bestätigen, wohl aber waren in sauberen Versuchen Verdunstungswerte über 80 % stets verläßlich zu erzielen. Inzwischen erhielt ich zwei weitere ZEISSfolien mit 16 und 9 Poren pro qmm (3,2 bzw. 1,8 % Porenareal), so daß wir nun schon mehrere Anhaltspunkte für den Verlauf der Arealkurve gewinnen. Die Anschaffung der kostbaren Folien verdanke ich der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft. Es entspricht

einem Porenareal von		eine Verdunstung von
0,8 %	nach SIERP und SEYBOLD	42 %
1,8 %	„ eigenen Bestimmungen	48— 56 %
3,2 %	„ „ „	66— 78 %
5,0 %	„ „ „	83—103 %

In Abb. 1 sind diese Verhältnisse durch Kurve d veranschaulicht. Nach Beschaffung der nötigen Mittel hoffe ich, die Kurve noch durch einige weitere Punkte sichern zu können. Damit ist für künstliche Septen von der Dicke pflanzlicher Epidermen mit Löchern von etwa dem fünffachen des mittleren Durchmessers der Spaltöffnungen die Richtig-

1) Eine grobe Täuschung durch kapillare Benetzung der Folien ist ausgeschlossen: die Folien sind unbenetzbar, bei wiederholter mikroskopischer Prüfung erschienen auch die Poren vollständig scharf ohne kapillare Wasserfüllung.

keit der klassischen Ansicht erwiesen: sie erreichen bei 5 % Porenareal ca. 90 %, bei einem Areal von 3,2 %, wie es auch bei Pflanzen vorkommt, ca. 75 % der freien Verdunstung.

Von der eben ermittelten Kurve kann sich die Porenarealkurve der Spaltöffnungen im Grunde nicht mehr sehr wesentlich

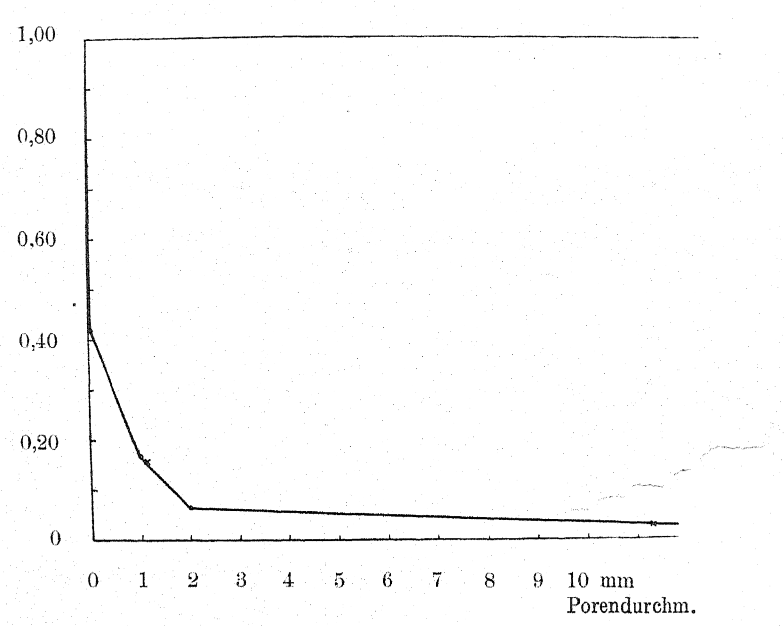


Abb. 4. **Relative Verdunstung (in Bruchteilen der freien: Ordinate) bei einem konstanten Porenareal von 0,8 % und wechselndem Porendurchmesser (Abszisse). Die von SIERP und SEYBOLD bestimmten Punkte sind mit Ringen, die von mir bestimmten mit Kreuzen bezeichnet.**

Bei der Reproduktion ist infolge der Verkleinerung der Originalzeichnung der letzte Kurvenabschnitt mit der Ordinate von oberhalb 0,40 ab zusammengelaufen; die Kurve läuft tatsächlich dicht neben der Ordinate her und mündet in sie erst bei 1,00 ein.

unterscheiden: sie wird einen noch etwas steileren Anstieg und ein etwas früheres und höheres Optimum aufweisen und sich damit der Grenzkurve e noch mehr nähern müssen. Ein Blick auf Abb. 4, in der die von einem Porenareal 0,8 % erreichten Verdunstungswerte als Funktion der Porengröße eingetragen sind, zeigt, daß wir uns sogar in einem Bereich besonders rascher Annäherung an diesen Grenzwert befinden. Einstweilen aber

wollen wir auch für die Spaltöffnungen der Diskussion die experimentell gesicherte 50-μ-Porenkurve zu Grunde legen[1]).

Dieser festgestellte Kurvenverlauf erscheint nun für die Funktion der Spaltöffnungen von allergrößter Bedeutung: unsere Kurve zerfällt in zwei vom geradlinigen Verlauf nicht sehr stark abweichende Abschnitte mit einem ziemlich scharfen Knick dazwischen. Der erste Abschnitt führt in steilem Anstieg ganz nahe an die freie Verdunstung heran, und auf diesem Abschnitt liegen wohl alle der tatsächlichen Spaltöffnungskonstellation entsprechenden Werte: das Spaltareal ist im Minimum, seiner Änderung (durch Spaltregulationen ähnlich, wenn auch nicht ganz so stark wie durch Erhöhung der Porenzahl) entspricht eine einigermaßen proportionale Änderung der Verdunstungsgröße. Bei den höchsten beobachteten Spaltarealen dürfte die freie Verdunstung praktisch erreicht werden[2]). Eine Vergrößerung des Spaltareals darüber hinaus wäre wirkungslos, wir kämen in den Bereich des flachen Kurvenastes, in dem die begrenzende Maximalverdunstung, die rasch zunehmende gegenseitige Störung der Einzelporen nur noch einen praktisch belanglosen Verdunstungsanstieg ermöglichen würde.

Damit erweisen sich die Spaltöffnungen in Größe und Verteilung ihrem Zwecke noch besser angepaßt, als man dies nach den Untersuchungen von BROWN und ESCOMBE annehmen konnte: die Spaltareale scheinen gerade so bemessen, daß bei den Höchstwerten die freie Diffusion praktisch erreicht werden kann, während jede Verringerung des Porenareals gleich eine sehr ausgiebige Herabsetzung der Diffusion mit sich bringt[3]). Ein wenig größeres

1) Ganz ausgeschlossen scheint es übrigens nicht, auch für die Spaltöffnungen selbst das Diffusionsvermögen in analogen physikalischen Versuchen zu ermitteln. Bei *Digitalis lanata* gelingt es verhältnismäßig leicht, Epidermisstücke von einem Quadratzentimeter und mehr unverletzt abzuziehen. Vielleicht sind nach entsprechender Fixierung und Imprägnierung solche feinste natürliche Folien zu Experimenten brauchbar.

2) Es ist nicht zu vergessen, daß die Areale von 1—3 % für die Zentralspalte gelten, und daß bereits in Vor- und Hinterhof die Porenareale mehrmals größer sind; unter diesen Umständen ist es kaum zu bezweifeln, daß wenigstens bei den Pflanzen mit den höchsten Spaltarealen die Diffusionskapazität nur um wenige Prozent hinter der freien Diffusion zurückbleiben kann.

3) Ein unfreiwilliges Experiment, das mich stets wieder von dieser Tatsache überzeugte, ist der Rückgang der Verdunstungsleistung meiner ZEISSfolien in länger dauernden Versuchen, der sich jedesmal auf Verstopfung eines Teils der Poren durch Staub und dgl. zurückführen ließ.

Porenareal würde nicht nur das Diffusionsvermögen kaum steigern, sondern zugleich die Regulierbarkeit der Diffusion beeinträchtigen[1])!

Die besprochenen Verhältnisse gelten für ruhige Luft, wie sie in einem geschlossenen Versuchszimmer herrschte, das nur bei den Wägungen betreten wurde. Bei Wind liegen sämtliche Relativwerte für die Porenverdunstung tiefer, wie dies schon SIERP und SEYBOLD angeben. Die Besprechung dieser Verhältnisse, sowie jene der Komplikationen infolge verschiedener Länge und Gestalt der Poren muß der ausführlichen Arbeit vorbehalten bleiben.

Freiburg i. B., im November 1928.

Literatur.

BENECKE, W., und JOST, L., 1924, Pflanzenphysiologie. 4. Aufl. Jena.
BROWN, H. T., and ESCOMBE, F., 1900, Phil. Trans. Roy. Soc. London, **B. 193**, 223.
HUBER, B., 1924, Jahrb. f. w. Bot. **64**, 1.
—, —, 1927, Zeitschr. f. Bot. **19**, 551.
JOST, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1. Aufl. 1904, 2. Aufl. 1908, 3. Aufl. 1913, 4. Aufl. siehe BENECKE. Jena.
RENNER, O., 1915, Handwörterb. d. Naturw. **10**, 538.
SIERP, H., und NOACK, K. L., 1921, Jahrb. f. w. Bot. **60**, 459.
SIERP, H., und SEYBOLD, A., 1927, Planta **3**, 115.
—, —, und —, —, 1928, Planta **5**, 616.
STILES, W., 1924, Ann. of Bot. **38**, 299.
WEISS, A., 1890, Sitzungsber. Wr. Akad. **99/I**, 307.

---

1) Zu den wenigen Pflanzen, die den Verdacht erwecken, daß ihr Spaltareal vielleicht größer sein könnte als zur optimalen Durchlüftung dienlich, gehört *Podocarpus* mit 3 % Porenareal (nach WEISS). Es wäre interessant, wenn dieser uralte Koniferentypus die Gesetze der Porendiffusion noch nicht so auszunützen gelernt hätte wie andere jüngere Typen.

65. Bruno Huber: Zur Physik der Spaltöffnungstranspiration.

II. Die Abhängigkeit der Verdunstungsgröße von der Porendichte.

(Vorläufige Mitteilung.)

(Mit 1 Abbildung im Text.)

(Eingegangen am 11. November 1928. Vorgetragen in der Novembersitzung.)

Die in der vorstehenden Abhandlung mitgeteilten empirischen Befunde führen uns zur Frage, welche gemeinsame Gesetzmäßigkeit den für verschiedene Porengrößen ermittelten Kurven zugrunde liegt. Überblicken wir noch einmal die festgestellten Tatsachen: die Kurven, welche die Abhängigkeit der relativen Verdunstungsgröße vom relativen Porenareal wiedergeben (Abb. 1 der vorigen Abhandlung), bilden eine Schar, die durch die Gerade a für unendlich große, durch die sich rechtwinkelig treffenden Geraden e für unendlich kleine Poren begrenzt wird. Das erste, was sich über diese Kurven aussagen läßt, ist, daß sie symmetrisch in bezug auf die Diagonale ($x = 0$, $y = 1$) — ($x = 1$, $y = 0$) sind. In dieser kurzen Mitteilung genügt es, darauf hinzuweisen, daß in den drei empirischen Kurven (b—d) stets außer den tatsächlich ermittelten Punkten (Kreuze) auch ihre Spiegelbilder in bezug auf die genannte Achse eingetragen sind (Ringe); diese Spiegelbildpunkte fügen sich in Kurve b, bei der allein ein genügendes Übergreifen stattfindet, vollkommen dem allgemeinen Kurvenverlauf ein. Die symmetrische Grenzkurve e spricht dafür, daß diese Spiegelbildlichkeit auch für die weiteren Kurven gilt, für die sie nicht mehr experimentell erwiesen ist.

Bei der mathematischen Deutung der Kurven spräche manches für eine Schar gleichseitiger Hyperbeln, wenn nicht anstelle einer asymptotischen Annäherung an irgendeinen Grenzwert die beiden Fixpunkte ($x = 0$, $y = 0$) und ($x = 1$, $y = 1$) wären! Da hilft aber ein kleiner mathematischer Trick weiter[1]). Tragen wir statt der tatsächlichen Werte für x und y die reziproken $\frac{1}{y}$ und $\frac{1}{1-x}$ auf, so erhalten wir Kurven, welche sich der Ordinaten-

1) Ich verdanke diesen entscheidenden Hinweis dem Professor für mathematische Physik, Herrn Dr. KOENIGSBERGER, dem ich für seine wertvolle Beratung in diesen Fragen überhaupt zu allergrößtem Danke verpflichtet bin.

achse sowie der neuen, durch den Punkt (1,1) gehenden Abszisse asymptotisch nähern (Abb. 1). Sind die so erhaltenen Kurven gleichseitige Hyperbeln, so muß für jeden Punkt das Produkt seiner Koordinaten konstant sein, also

$$\left(\frac{1}{y}-1\right)\cdot\left(\frac{1}{1-x}-1\right)=\text{Const.}^{1)}. \qquad (1)$$

Wie in der ausführlichen Arbeit näher nachzuweisen sein wird, ist dies tatsächlich der Fall, die obige Gleichung trifft zu, und

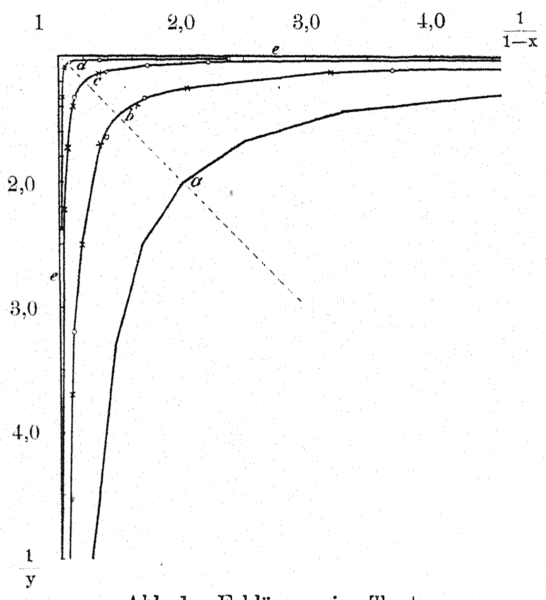


Abb. 1. Erklärung im Text.

zwar ist die Hyperbelkonstante C für die Grenzkurve a 1, für Kurve b ca. 0,26, für Kurve c ca. 0,046, für Kurve d ca. 0,01, für die Grenzkurve e 0. Die Konstante kann also je nach der Porengröße alle Werte zwischen Eins und Null annehmen. Mit Hilfe dieser Gleichung ist es nunmehr möglich, zu einem einzigen genau bekannten Punkt die ganze Kurve zu konstruieren, aus der bekannten Verdunstungsgröße bei einer bestimmten Porendichte die Verdunstung für jede andere Porendichte zu berechnen.

---

1) Der Ursprung der Koordinaten ist nicht 0 sondern 1, daher sind sämtliche Koordinatenbeträge um 1 zu verkleinern.

Wir fragen nun nach dem Sinn dieser Gleichung und lösen zum Zweck einer besseren Übersicht nach y auf:

$$y = \frac{x}{1-(1-C)(1-x)} \tag{2}$$

Wie wir sehen, gilt die Gleichung auch noch für alle Grenzwerte, es ergibt sich für $x = 0$ auch $y = 0$, für $x = 1$, $y = 1$; für $C = 1$ nimmt die Gleichung die Form $y = x$ (Flächenproportionalität), für $C = 0$ die Form $y = 1$ an.

Noch bequemer wird die Formel, wenn wir die Verdunstung statt auf die Gesamtfläche nur auf die Porenfläche (x) beziehen (in unseren Hauptkurven, Abb. 1 der vorigen Abhandlung, kommt diese Größe $y : x$ in der mittleren Steigung vom Ursprung bis zum betreffenden Kurvenpunkt zum Ausdruck, die wir mit $\operatorname{tg}\varphi$ bezeichnen wollen. Eine direkte Darstellung der Werte fand sich ebenda in Abb. 2):

$$\frac{y}{x} = \operatorname{tg}\varphi = \frac{1}{1-(1-C)(1-x)} \tag{3}$$

Für $x = 0$ wird nun $\operatorname{tg}\varphi = \frac{1}{C}$, und unsere Konstante erhält ganz unerwartet einen höchst einfachen Sinn: ihr reziproker Wert ist nichts anderes als die Anfangssteigung der Kurve; diese Anfangssteigung aber ist durch die maximale Eigenverdunstung bestimmt, die die Poren entfalten, wenn sie sich nicht gegenseitig stören! $\frac{1}{C}$ gibt also zugleich an, wievielmal so groß die Eigenverdunstung der ungestörten Einzelpore gegenüber der eines gleichgroßen Flächenelements bei der freien Verdunstung ist (sie beträgt in unseren Versuchen bei den 1-cm^2-Poren 3,8, bei 1-mm^2-Poren ca. 22, bei den 2000-μ^2-Poren ca. 100).

Von diesem Höchstwert $\frac{1}{C}$ sinkt die Eigenverdunstung der Einzelporen bei zunehmender Annäherung, wie Beobachtung und Rechnung übereinstimmend zeigen, zuerst schnell und dann immer langsamer bis zum Wert 1 bei der freien Verdunstung, und zwar gilt für diesen Abfall wieder eine recht einfache Gesetzmäßigkeit: er erfolgt hyperbolisch, die reziproken Werte entsprechen einer Geraden, denn die Umkehr von Gleichung (3) ergibt:

$$\operatorname{ctg}\varphi = 1 - (1-C)(1-x) \tag{4}$$

Damit bekommt aber nicht nur die Anfangssteigung der Kurve, sondern auch ihr weiterer Verlauf einen ganz klaren Sinn: Bei zunehmender Annäherung der Poren wirkt die in der freien Verdunstung gegebene Höchstverdunstung in der

Weise begrenzend, daß ctgφ (der reziproke Wert der mittleren Kurvensteigung vom Ursprung an) vom Wert C (bei $x = 0$) in geradlinigem Anstieg dem Wert 1 (bei $x = 1$) zustrebt[1]). Es sei betont, daß es sich dabei einstweilen nur um eine empirisch festgestellte Gesetzmäßigkeit handelt; es wäre ein schöner Erfolg, wenn es gelänge, diesen Erfahrungssatz aus dem Übergang vom divergierenden zum geradlinigen Stromlinienverlauf theoretisch abzuleiten.

Eine künftige Theorie der Porenverdunstung ist demnach in zwei Stufen aufzubauen: Zuerst ist das maximale Diffusionsvermögen der isolierten Einzelpore als Funktion von Porengröße, Porenlänge und Porengestalt zu bestimmen. Im einfachsten Falle, bei nicht eingesenkten Poren und reiner Diffusion, wäre hierfür bekanntlich das STEFANsche Durchmessergesetz maßgebend. Schon unter Laboratoriumsbedingungen treffen aber die STEFANschen Bedingungen selbst für kleine Poren nicht mehr voll zu, und so hat an die Stelle der Theorie die empirische Exponentenbestimmung nach dem Vorbilde von SIERP und SEYBOLD zu treten[2]). Für die Diffusionsleistung zahlreicher Poren ist dann das vorstehend abgeleitete Gesetz maßgebend, welches noch theoretisch zu begründen ist.

Die volle Auswertung des hier mitgeteilten Materials muß der ausführlichen Arbeit vorbehalten bleiben. Nur ein besonders wichtiger Punkt sei noch hervorgehoben: in allen bisherigen Arbeiten wurde angenommen, daß bei einem Porenabstand von etwa dem 10fachen des Porendurchmessers keine gegenseitige Störung der Poren mehr erfolge. Dies gilt aber nur für sehr grobe Poren; sowohl experimentell wie theoretisch ergibt sich mit steigender Leistungsfähigkeit (also Verkleinerung) der Poren eine Vergrößerung des Störungsbereichs. So erreichen 1-qcm-Poren schon beim 5fachen, 1-qmm-Poren aber erst zwischen dem 10- und 20fachen und die 2000-μ^2-Poren sogar erst beim 30fachen Abstand ihres Durchmessers 90 % ihrer größten Eigenverdunstung.

Bei Wind scheinen die für zunehmende Porendichte in ruhiger Luft ermittelten Gesetzmäßigkeiten nicht mehr zu gelten: wie ich in Übereinstimmung mit SIERP und SEYBOLD feststellte, steigert Wind die Porenverdunstung viel weniger als die freie Ver-

1) Es mag hier nur angedeutet sein, daß sich auf Grund dieser Gesetzmäßigkeit die Verdunstungskurve für jedes C ganz einfach und ohne Berechnung konstruieren läßt.

2) Nach meinen Erfahrungen sind bei 2000-μ^2-Poren bereits Verdunstungsexponenten von 1,2 bis 1,3 zu erzielen.

dunstung. Die Steigerung durch den Wind scheint aber außerdem bei Porenplatten selbst um so geringer zu sein, je besser die Leistungsfähigkeit der Poren bereits ausgenützt ist, also bei kleinen Poren geringer als bei großen, aber außerdem auch bei wenigen Poren relativ geringer als bei zahlreichen, dicht angeordneten. An Stelle der einfachen Gesetzmäßigkeiten, die wir für die Abhängigkeit der Verdunstung von der Porendichte in ruhiger Luft ableiten konnten, treten daher wesentlich verwickeltere, zu deren Klärung wohl noch viele weitere Untersuchungen notwendig sein werden.

Freiburg i. B., im November 1928.

---

66. O. C. Schmidt: Über Monözie und Diözie in der Chlorophyceengattung Codium Stackh.

(Mit 1 Abbildung im Text.)

(Eingegangen am 16. November 1928. Vorgetragen in der Novembersitzung.)

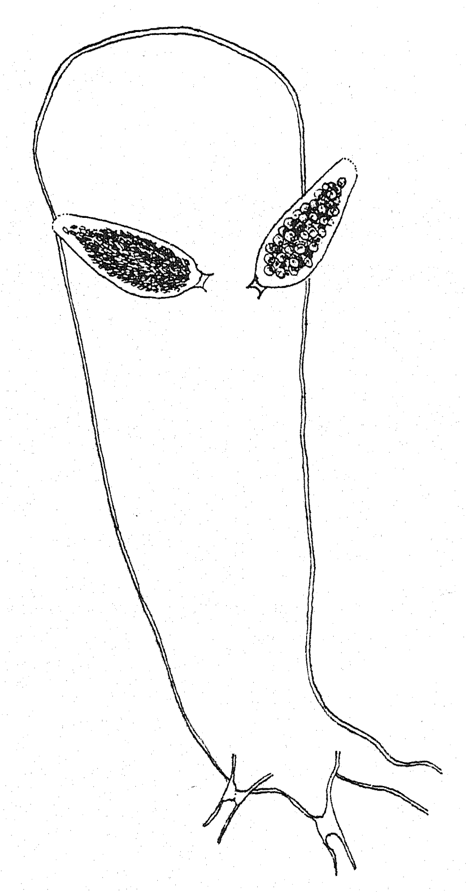
In einer Arbeit über die Gattung *Codium* habe ich (1923, 9) auch über Monözie und Diözie bei ihr einige Angaben gebracht, die besagten, daß beide Möglichkeiten der Verteilung der Geschlechtsorgane in der Gattung nebeneinander bestehen, und, auch nach eigener Beobachtung, angegeben, daß selbst die einzelnen Arten monözisch und diözisch zugleich sein können. So ist es durchaus verständlich, daß WENT (1889, 442) für *Codium* monözische Fortpflanzung angab, andere aber wie BERTHOLD (1880, 1 und in OLTMANNS 1, 1904, 301) oder SVEDELIUS (1900, 299) die Diözie betonten, die bald allgemein angenommen wurde (z. B. CAMMERLOHER 1915, 71). Indes findet sich bereits bei OLTMANNS (l. c.) die Bemerkung, daß auch Abweichungen von der Diözie bekannt seien.

Die Bearbeitung der Chlorophyceen meiner Azorenreise (1928) gab mir Veranlassung, zur Frage der Monözie und Diözie einige eigene Beobachtungen anzustellen.

Material von *Codium decorticatum*, das von Fayal stammt, zeigt zunächst, daß die Art monözisch ist, indem ♂ und ♀ Gametangien auf derselben Pflanze vorhanden sind, und weiter, daß auch beiderlei Geschlechtsorgane an derselben Blase, demselben Palisaden-

schlauche vorkommen können (s. Abb.). Es handelt sich bei dem letzterwähnten Vorkommen nicht um einen Ausnahmefall, sondern ein durchaus häufigeres Auftreten.

Durch diesen Befund fand ich meine im Herbste 1924 in Neapel gemachte Beobachtung bestätigt, wonach sich das mediter-



Blase von *Codium decorticatum* mit reifem ♂ und ♀ Gametangium. (Nach flüssig konserviertem Materiale, Vergr. ca. 60 ×.)

rane *C. decorticatum* als monözisch erwies. Weiterhin ist WENTs bei *C. tomentosum* gemachte Angabe, daß des öfteren beiderlei Gametangien auf derselben Blase auftreten können, durch das gleiche Vorkommen bei *C. decorticatum* bekräftigt. WENTs weitergehende Bemerkung, daß in seinem, dem Mittelmeer entstammenden Untersuchungsmaterial die ♂ Gametangien oft erst dann aufträten, wenn die weiblichen ihre Gameten bereits entlassen hätten, also

eine Art Protogynie vorhanden sei, kann ich weder für *C. tomentosum* noch *C. decorticatum* bestätigen. Bei beiden Arten ist mir nie etwas derartiges aufgefallen. Beiderlei Gametangien sind gleichzeitig vorhanden, sie befinden sich fast durchweg in annähernd gleichem Entwicklungsstadium und reifen zur selben Zeit.

Auf die bisherigen nur wenigen Angaben habe ich auch eine Anzahl weiterer Arten auf das Vorliegen von Monözie oder Diözie hin untersucht, soweit mir hierin ausreichendes Material zur Verfügung stand. Es ist klar, daß nur solche Gametangien bei der Untersuchung Berücksichtigung finden können, die ein unzweifelhaftes Reifestadium erkennen lassen[1]), da sonst leicht noch nicht genügend differenzierte ♀ Gametangien für männliche gehalten werden können. Durch diese Beobachtungen bestätigt sich die von mir 1923 allgemein gehaltene Angabe, daß die Arten bzw. Exemplare nach ihrem Standort bald monözisch, bald diözisch sein können. Dies ist jedoch nicht in dem Maße der Fall, daß etwa die antarktischen Exemplare einer *Codium*-Art monözisch, die mediterranen derselben nur diözisch wären, kurz, etwa ein Verhalten zu verzeichnen wäre, das unter schwierigen systematischen Verhältnissen vielleicht berechtigte, hierauf Formen zu gründen. Die Verhältnisse liegen vielmehr so, daß beide Zustände auf relativ kleinem Raume, z. B im Golf von Neapel, nebeneinander vorhanden sein können, dieselbe Art ohne irgendeinen bisher erkennbaren Grund bald monözisch, bald diözisch auftritt. Dies letzte Verhalten ist durch die in diesem Punkte entgegengesetzten Angaben WENTs und BERTHOLDs, die beide Neapeler Material der gleichen Art, *C. tomentosum*, benutzten, erwiesen.

Ein Auftreten von beiderlei Gametangien auf derselben Blase ist bis jetzt nur in den beiden oben erwähnten Fällen zur Beobachtung gelangt.

Für eine dritte Art, *C. fragile*, hatte SVEDELIUS (1900, 299) betont, daß seine von den Küsten des Feuerlandes und Westpatagoniens stammenden Pflanzen monözisch seien, eine Angabe, die ich für einige weitere, nicht antarktische Standorte, nämlich Vancouver, Australien und dem Limfjord Dänemarks, bestätigen kann. Endlich konnte ich bei der brasilianischen Art *C. lineare* die gleichen Verhältnisse beobachten.

Größer ist die Zahl der Arten, bei denen diözische Fortpflanzung nachgewiesen ist. Bei meinen Untersuchungen ist mir

---

1) Z. B. eine sehr deutliche Kappe tragen, noch besser, diese schon verloren haben.

aufgefallen, daß die Diözie vor allem bei den Angehörigen der Gruppen *Euadhaerentia* unter den *Adhaerentia* und den *Lata* unter den *Tomentosa* zu finden ist, bei Arten der im System bisher gerade extremst gestellten Gruppen. Irgendwelche Schlüsse in systematischer Hinsicht hieraus ziehen zu wollen, halte ich jedoch für verfrüht, da die Labilität der Geschlechtsverteilung bei Arten anderer Gruppen garnicht ausschließt, daß bei weiteren Untersuchungen, die auf umfassenderes Material gegründet sind, Abweichungen von den bisherigen Befunden festgestellt werden.

Diözisch sind nach meinen Untersuchungen *Codium adhaerens, C. dimorphum, C. Setchellii, C. difforme, C. contractum, C. latum* und *C. Lindenbergii*, denen sich die vordem bei *C. tomentosum* (BERTHOLD, COTTON 1912, 114) und *C. fragile* (COTTON, l. c.; WILLIAMS 1925) bekannten Fälle anschließen.

Die für *C. fragile* angegebene Diözie stützt sich zunächst auf die Untersuchungen von MAY M. WILLIAMS (1925), die die von ihr untersuchte Art selbst *C. tomentosum* nennt. Allein die einzige von ihr wiedergegebene Blase (ihre Fig. 1) zeigt ohne weiteres, daß sie nicht *C. tomentosum*, sondern das durch seine spitzen Blasen in der ganzen Sektion alleinstehende und so nicht mit der genannten Art zu verwechselnde *C. fragile* untersucht hat. Unter Verwertung ihrer Befunde zeigt die Art, die gleich *C. tomentosum* in nahezu allen Meeren eine weite Verbreitung besitzt, auch die gleichen Sexualverhältnisse wie diese: sie tritt mon- und diözisch auf.

Diözisch ist die Art auch im Puget Sound des Pazifischen Nordamerika; HURD spricht (1916, 117, 120) stets nur von einer Art von Gameten, die den Maßen nach unzweifelhaft weibliche sind. Aus der von COTTON (l. c. 114) für *C. fragile* subvar. *atlanticum* gegebenen Beschreibung kann aus der betonten Angabe nur weiblicher Gametangien auf die Diözie auch der englischen Pflanzen geschlossen werden.

Aus der Tatsache allein, daß bisher von einem Standort nur ♀ Exemplare beschrieben oder nur solche Gametangien angegeben worden sind, gleich irgendwie auf parthenogenetische Entwicklung der ♀ Gameten schließen zu wollen (COLLINS 1909, 386), erscheint mir verfehlt. Parthenogenesis muß von Fall zu Fall wirklich nachgewiesen werden, in Kulturen unter Ausschluß der Möglichkeit, das ♂ Gameten im benutzten Seewasser vorhanden sind, vor allem jedoch auch zytologisch. Man denke übrigens doch einmal daran, wie leicht es oft ist, an einem Standort z. B. ♀ *Dictyota dichotoma* zu erlangen, während man am selben nach männlichen Pflanzen lange oder gar vergeblich sucht. Zudem ist zu beachten, daß umgekehrt

von einigen Standorten bzw. Arten, von denen z. T. für die Entscheidung der Geschlechtsverteilung nur wenig geeignetes Material vorliegt, bis jetzt nur ♂ Pflanzen bekannt sind, so z. B. von *Codium adhaerens.*

Die nachstehende tabellarische Übersicht, in der die bei *Codium* bisher bekanntgewordenen Fälle von Monözie und Diözie unter Angabe der Standorte verzeichnet sind, mag die Arbeit beschließen.

I. Monözisch sind bekannt:

Codium tomentosum (Huds.) Stackh. (zuweilen!).	♂ und ♀ Gametangien zuweilen auch auf derselben Blase. Mittelmeer: Neapel (WENT 1889).
C. fragile (Suring.) Hariot (zuweilen!).	Feuerland, Patagonien (SVEDELIUS 1900). Vancouver; Australien; Limfjord in Dänemark (SCHMIDT).
C. decorticatum (G. et W.) Howe	♂ und ♀ Gametangien zuweilen auf derselben Blase. Atlantischer Ozean: Azoren (SCHMIDT). Mittelmeer: Neapel (SCHMIDT).
C. lineare Ag.	Brasilien (SCHMIDT).

II. Diözisch sind bekannt:

C. adhaerens (Cabr.) Ag.	♂, Englische Küste (SCHMIDT).
C. Setchellii Gardner	♂, Pazifisches Nordamerika (SCHMIDT).
C. dimorphum Sved.	♂, Westpatagonien (SCHMIDT).
C. difforme Kütz.	Mittelmeer; Kerguelen (SCHMIDT).
C. tomentosum (Huds.) Stackh. (zuweilen!).	Englische Küste (COTTON 1912); Mittelmeer: Neapel (BERTHOLD 1880).
C. fragile (Suring) Hariot (zuweilen!)	Pazif. N.-Amerika: Puget Sound (HURD 1916). Australien (WILLIAMS 1925, als *C. tomentosum*).
subvar. *atlanticum* (Cotton) O. C. Schmidt	Englische Küste (COTTON 1912).
C. contractum Kjellm.	♀, Japan (SCHMIDT).
C. Lindenbergii Binder	Südafrika: Kap (SCHMIDT).
C. latum Suring.	♀, Japan (SCHMIDT).

Literaturverzeichnis.

BERTHOLD, G., Zur Kenntnis der Siphoneen und Bangiaceen. Mitt. Zool. Stat. Neapel 2 (1880) 72—82.

CAMMERLOHER, H., Die Grünalgen der Adria. Berlin 1915.

COLLINS, F. S., The Green Algae of North America. Tuft Coll. Studies [2], [3], 1909.

COTTON, A. D., Marine Algae. Clare Island Survey 15 (1912) 114 (Proc. R. Irish Ac. 31).

HURD, Annie M., *Codium mucronatum.* Puget Sound Mar. Stat. Public. 1 (1916) 109—135.

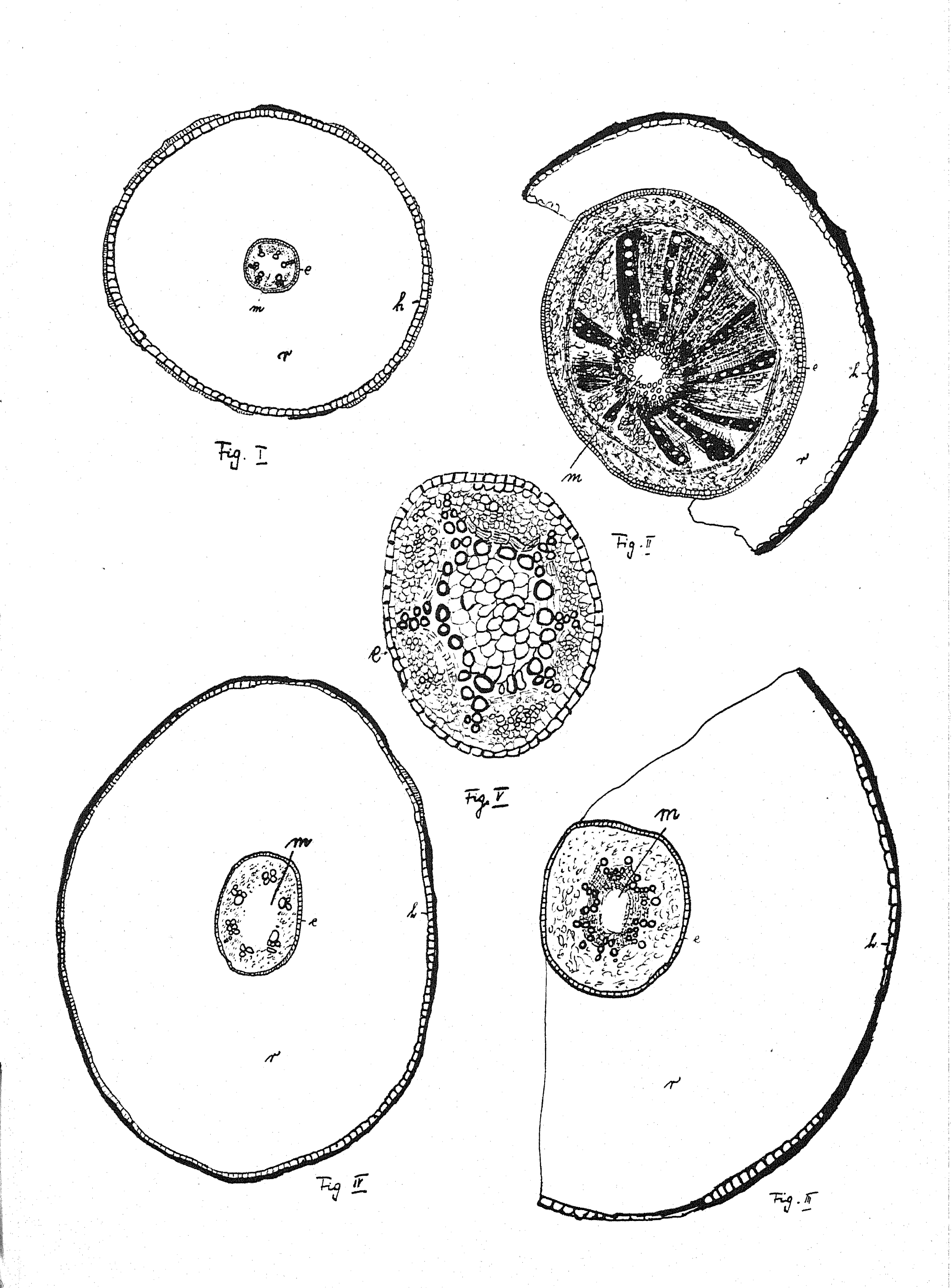
OLTMANNS, Fr., Morphologie und Biologie der Algen 1 (1904); 2. Aufl., 1 (1922).

SCHMIDT, O. C., Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Codium* Stackh. Bibl. Botanica 91 (1923) 68 S.

SVEDELIUS, N., *Chlorophyceae.* Svenska Exped. till Magellansländerna 3, Nr. 8 (1900) 283—316.

WENT, F. A. F. C., Les Modes de Reproduction du *Codium tomentosum.* Nederl. Kruidk. Archief II. Ser., 5 (1889) 440—444.

WILLIAMS, May M., Contributions to the Cytology and Phylogeny of the Siphonaceous Algae I. The Cytology of the Gametangia of *Codium tomentosum* (Stackh.). Proc. Linn. Soc. N.-S.-Wales 50 (1925) 98—111.


e
m
h
r
Fig. I
e
h
m
r
Fig. II
e
Fig. V
m
h
e
r
Fig IV
m
e
h
r
Fig. III



Anläßlich der 100. Wiederkehr des Geburtstages von S. SCHWENDENER, dem Mitbegründer und langjährigen Präsidenten und Ehrenpräsidenten unserer Gesellschaft, wird am 9. Februar, nachmittags 5 Uhr, im großen Hörsaal des Pflanzenphysiologischen Institutes in Dahlem eine Fest-sitzung stattfinden, über die noch nähere Mitteilung erfolgt.

Sitzung vom 28. Dezember 1928.

Vorsitzender: Herr B. LEISERING.

Der Vorsitzende teilt mit, daß unser Mitglied, Herr

N. M. Gaidukov,

Professor an der Universität in **Minsk,** am 28. November 1928 verstorben ist.

Die Anwesenden erheben sich zu Ehren des Dahingegangenen von ihren Plätzen.

Unser Mitglied Herr Professor Dr. HANS SCHINZ in Zürich feierte am 6. Dezember d. J. seinen 70. Geburtstag. Der Vorstand richtete an den Jubilar eine Glückwunschadresse, die vom Vorsitzenden verlesen wird und folgendermaßen lautet:

Hochgeehrter Herr Kollege!

Zu Ihrem 70. Geburtstage entbietet Ihnen die Deutsche Botanische Gesellschaft ihren herzlichen Glückwunsch.

Es ist ihr ein Bedürfnis, an diesem Tage Ihr Lebenswerk zu betrachten, das Sie aus eigener Kraft gestaltet haben, und das Sie zu der wissenschaftlichen Stellung geführt hat, in der wir Sie heute feiern dürfen, als den bedeutendsten Vertreter der systematischen Botanik in der deutschen Schweiz.

Ursprünglich zum Kaufmann bestimmt, haben Sie sich durch eigene Arbeit den Weg zum Hochschulstudium gebahnt und haben 1883 mit Ihrer Dissertation über den Oeffnungsmechanismus der Sporangien und Pollensäcke Ihren Eintritt in die wissenschaftliche Öffentlichkeit vollzogen.

Groß ist die Zahl der Forschungsgebiete, die Sie seither durch Ihre wissenschaftlichen Untersuchungen bereichert haben, und groß auch die Zahl der wissenschaftlichen Vereinigungen und Institutionen, die den Stempel Ihrer Persönlichkeit tragen. Durch Ihre Forschungsreisen in Südwest-Afrika (1884--1887) haben Sie als Erster die

Länderstrecken von der Küste bis zum Oranjefluß der botanischen Welt zugänglich gemacht. In Ihren Studien über „Die Pflanzenwelt Deutsch-Südwest-Afrikas", in Ihren zahlreichen „Beiträgen zur Kenntnis der afrikanischen Flora", in Ihren mit TH. DURAND verfaßten Untersuchungen über die Flora des Kongos und über die Flora Afrikas überhaupt, und endlich in Ihren vielen Einzelpublikationen über afrikanische Gentianaceen, Passifloracen, Amarantaceen usw. haben Sie sodann einen Eckstein für die botanische Erforschung des dunklen Erdteiles gelegt.

Nach einer kürzeren Beschäftigung mit der Pflanzenwelt Neu-Kaledoniens haben Sie Ihre reiche Arbeitskraft der Vegetation der Schweiz zur Verfügung gestellt und haben in Ihrer „Flora der Schweiz" ein mustergültiges Werk geschaffen, um das Sie manche größeren Länder beneiden. Durch Ihre kritischen Beiträge zur Nomenklatur der Schweizer Flora haben Sie sich überdies einen großen Anteil an der Bereinigung der botanischen Namengebung erworben.

Endlich haben Sie auch den Kryptogamen Ihr Interesse zugewendet und haben in Ihren Bearbeitungen der Myxomyceten der Schweiz und der Myxogasteres in RABENHORSTs Kryptogamenflora und durch Ihre Berichte über die Pilzkontrolle des Zürcher Marktes viel zur Erweiterung und Hebung dieser Wissens- und Arbeitsgebiete beigetragen.

Das Bild Ihres Werkes wäre unvollständig, wollte man nicht der gewaltigen organisatorischen Arbeit gedenken, die Sie neben Ihrer wissenschaftlichen Tätigkeit geleistet haben. Das botanische Museum der Universität Zürich, das größte seiner Art in der deutschen Schweiz, ist ausschließlich Ihr persönliches Werk. Sie haben überdies als Herausgeber mehrerer botanischer und allgemein naturwissenschaftlicher Zeitschriften und Serien eine administrative Tätigkeit entfaltet, deren Geradheit und Pünktlichkeit heute sprichwörtlich geworden sind.

So können Sie an Ihrem 70. Jahrestag auf ein außergewöhnlich arbeitsvolles, aber auch außergewöhnlich reiches Leben zurückblicken. Die Deutsche Botanische Gesellschaft, der Sie so lange als Mitglied angehören, freut sich mit Ihnen Ihrer vielen Erfolge. Möge es Ihnen vergönnt sein, noch lange Jahre in Ihrem Sinne zu wirken, und mögen Ihnen auch fernerhin Gesundheit und Arbeitskraft beschieden sein.

Im Namen des Vorstandes
der Deutschen Botanischen Gesellschaft
(gez.) DIELS.

Als neue Mitglieder werden vorgeschlagen:

Bobko, Eugen., Professor an der landwirtschaftl. Hochschule in **Omsk** (Sibirien), Laboratorium für Agrikulturchemie (durch L. JOST und H. WALTER),

Hoffmann, Kurt, cand. rer. nat., in **Kiel**, Kl. Kühberg 36, I (durch G. TISCHLER und R. JARETZKY),

Kreuter, Erich, cand. rer. nat., in **Kiel**, Eichendorffstr. 25 (durch G. TISCHLER und R. JARETZKY),

Rohweder, Heinrich, Studienrat in **Kiel**, Feldstr. 92, II (durch G. TISCHLER und R. JARETZKY),

Schulz-Gaebel, cand. rer. nat., in **Kiel**, Gutenbergstr. 18 (durch G. TISCHLER und R. JARETZKY),

Secretan, Ernest, Gutsbesitzer auf Obstgut **Hohenau**, Post **Trebur** in Hessen (durch F. OEHLKERS und H. HEIL),

Sen-Gupta, Dr. **Jatis**, in **Dacca** (Bengal), 52 Moni Hossain Lane (durch L. JOST und H. WALTER).

Zu ordentlichen Mitgliedern werden ernannt:

Algera, L., cand. biol., in **Groningen**,
Branscheidt, Dr. **Paul**, in **Würzburg**,
Helwig, Dr. **Burghard**, in **Berlin-Zehlendorf-Mitte**,
Höll, Dr. **K.**, in **Berlin-Lichterfelde**,
Rudloff, Dr. **Friedrich**, in **Berlin-Dahlem**,
Sebelin, Dr. **Chr.**, in **Hamburg**,
Weber, Dr. **Friedrich**, in **München**.

Der Vorsitzende teilt das Ergebnis der Wahlen von Präsidenten und Ausschußmitgliedern für das Jahr 1929 mit. Es sind 145 Stimmzettel eingegangen. Die von der Wahlkommission vorgeschlagenen Herren sind, mit ganz geringer Stimmenzersplitterung, sämtlich gewählt, nämlich:

Zum Präsidenten: K. LAKOWITZ-Danzig.

Zum Stellvertreter des Präsidenten: W. WANGERIN-Danzig-Langfuhr.

Zu Ausschußmitgliedern: H. HANDEL-MAZZETTI-Wien, L. JOST-Heidelberg, W. KUPPER-München, E. LEICK-Greifswald, E. MÜNCH-Tharandt, G. FUNK-Gießen, R. KRÄUSEL-Frankfurt a. M., E. PRINGSHEIM-Prag,

W. WANGERIN - Danzig, CL. ZOLLIKOFER - Zürich, E. A. GÄUMANN-Zürich, G. KLEIN-Wien, H. SIERP-Köln, P. STARK-Frankfurt a. M., F. TOBLER-Dresden.

Herr W. WANGERIN-Danzig hat gegen den Vorschlag der Wahlkommission, ihn zum stellvertretenden Präsidenten zu wählen, durch Schreiben vom 16. November 1928 Einspruch erhoben. Da die Wahlzettel mit den Vorschlägen der Wahlkommission bereits am 25. Oktober den Mitgliedern zugesandt waren, so konnte die begonnene Wahlhandlung auf den Einspruch von Herrn WANGERIN nicht mehr unterbrochen werden. Herr WANGERIN erklärt, daß er die Wahl, soweit sie seine Person betreffe, für rechtsungültig halte. Das Amt des stellvertretenden Präsidenten für das Jahr 1929 ist daher vorläufig unbesetzt, und die Angaben über die Zusammensetzung von „Vorstand und Kommissionen der Gesellschaft für das Jahr 1929“, die in üblicher Weise auf dem roten, dem Hefte 9 beigelegten Zettel veröffentlicht wurden, sind also in diesem Punkte zu berichtigen.

Herr A. BLOCHWITZ demonstrierte einige Farbstoffreaktionen bei Schimmelpilzen.

Mitteilungen.

67. A. Mühldorf: Über den Prozeß und die Mechanik der Blattablösung beim Frostlaubfalle.

(Eingegangen am 30. Oktober 1928. Vorgetragen in der Novembersitzung.)

1. Unter Frostlaubfall versteht man die vorzeitige Ablösung der Blätter bei unseren Laubbäumen im Herbste nach einem plötzlich eingetretenen Nachtfroste. Jeder Spaziergänger kennt die Erscheinung des Frostlaubfalles, er hat sie gewiß an unseren Parkbäumen Ende Oktober oder Anfang November beobachtet. Gewöhnlich ist das abgefallene Laub ganz vergilbt, nur bei wenigen einheimischen Bäumen fällt noch grünes Laub dem Frostlaubfalle zum Opfer (etwa *Juglans regia*). Die gelbe Farbe der abgefallenen Blätter ist ein sicheres Zeichen dafür, daß sie ihre Funktion aufgegeben haben, und daß an dem Grunde ihrer Stiele das Trennungsgewebe mehr oder weniger fortgeschritten entwickelt ist. Von der Richtigkeit der letztgenannten anatomischen Besonderheit ihrer Basen belehren uns Schnitte durch den Blattgrund. Die Blätter warten also nur auf einen äußeren Anlaß (Wind, Regen etc.) oder auf eine letzte Äußerung der Trennungsmechanik in der Separationszone, um abzufallen. In diesem Zustande werden sie von einem nächtlichen Froste überrascht. Die Trennungszone, welche noch ganz junge und zarte Zellen birgt, erfriert sehr leicht, schon bei zirka — 5° Celsius. In den ersten Morgenstunden nun, wenn die Morgennebel sich verzogen haben und die warmen Sonnenstrahlen die bereiften Blätter treffen, taut die erfrorene Trennungszone auf, und die Blätter werden massenhaft von der leichten Morgenbrise zu Boden geblasen oder fallen zufolge ihrer Eigenschwere herab. Alsbald stehen die Bäume leer, nur wenige der jüngsten Blätter (an den Spitzen der Zweige) sind an ihnen noch zu sehen.

In der botanischen Literatur taucht die Frage nach der Art der Ablösung frostüberraschten Laubes verhältnismäßig spät auf. Natürlich mußte hier vor allem der Unterschied der Lostrennung gegenüber dem dem gewöhnlichen Herbstlaubfalle anheimfallenden Laube ergründet werden. Vom Frostlaubfall betroffene Blätter fallen massenhaft und fast alle in geringen Zeitabständen

nacheinander herab, während der gewöhnliche Herbstlaubfall seine Wirkung auf längere Zeit ausdehnt. Es galt also, den Prozeß der Separation beim Frostlaubfalle zu erkunden und die Wirkungsweise derjenigen energetischen Momente zu prüfen, welche das endgültige Auseinandergehen der Trennungselemente bedingen.

2. H. v. MOHL gedenkt der raschen Entlaubung durch Frost ziemlich eingehend in seiner Schrift: „Über die anatomischen Veränderungen des Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blätter herbeiführen" (4)[1]. Auf Grund sehr genauer Beobachtungen in der Natur an vielen Bäumen äußert er zum ersten Male die Ansicht, daß sich die Blätter infolge des Erfrierungstodes der „Trennungsschicht" (des Trennungsgewebes) am Grunde ihrer Basen ablösen. Die näheren Umstände hierbei stellt sich H. v. MOHL so vor, daß durch „Kontraktion der äußeren Schichten des Zweiges reichlich vorhandener Saft . . . in die bereits gebildeten Spalten der Trennungsschicht ausgepreßt wird und hier erfriert" (vgl. v. MOHL, 4, S. 16). Die auf solche Weise entstandene Eislamelle sprengt den Zusammenhang, soweit er überhaupt noch vorhanden war, der Trennungselemente an der Trennungsfläche. Das Blatt müßte mithin schon bei der Bildung der Eisschichte abfallen, wenn diese es nicht an seine Basis gleichsam ankleben würde. So hält es sich, bis die Eisschichte auftaut, was erst am Morgen geschehen kann; dann erst löst es sich ab.

J. v. WIESNER beschäftigte sich mit dem Prozeß und der Mechanik beim Frostlaubfalle genau, da er hier ein regelmäßiges Auftreten von organischen Säuren an den Trennungsflächen feststellen konnte. Der Frostlaubfall schien ihm daher ganz besonders zur Stütze seiner Theorie geeignet zu sein, wonach bei der Mazeration der Mittelwände zwischen den Trennungszellen organische Säuren intervenieren. v. WIESNER denkt sich, daß die gewöhnliche herbstliche Entlaubung durch Turgeszenzmechanik ausgezeichnet sei, bei welcher der Turgordruck der Trennungselemente den letzten und entscheidenden Ausschlag zur Ablösung des Blattes gibt, während die leicht nachweisbare, stetige Anwesenheit von Säuren an den Trennungsflächen beim Frostlaubfalle den Schluß berechtigt, daß hier Säuren allein die Trennung bedingen, zumal da durch den Frost die Zellen getötet sind und keinerlei Turgor möglich ist. Gelegentliche Beobachtungen über das Vorkommen von Säuren auch an den Trennungsflächen der

---

1) Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf das Literaturverzeichnis am Ende dieser Arbeit.

durch gewöhnlichen Herbstlaubfall abgeworfenen Blätter ließen v. WIESNER vermuten, daß organische Säuren bei der Blattablösung stets eine große Rolle spielen; beim Frostlaubfalle sollten die Säuren aber von ausschlaggebender Bedeutung sein. Der Frostlaubfall würde also in diesem Zusammenhange der Ideen einen interessanten Höhepunkt in der Wirkungsweise des Trennungsprozesses beim Blattfall bedeuten. Die Säure soll nach v. WIESNER aus dem Zellinnern der Trennungszellen herstammen, welche im Momente des Erfrierens ihren sauren Zellsaft in die Lücken innerhalb der Separationszone austreten lassen.

In der Folgezeit hat das Erscheinen der sauren Reaktion an den Trennungsflächen frostabgelösten Laubes die Autoren veranlaßt, eine eigene Art von Mechanismus aufzustellen, den sie Mazerations- oder Säuremechanismus nennen, so KUBART (1) und besonders H. PFEIFFER (9, 10). Die Frage nach der Beteiligung der sprengenden Kraft der Eislamelle innerhalb der Trennungszone, welche sich nach dem Erfrieren des ausgetretenen Zellsaftes bildet, wurde ganz vernachlässigt.

Über die Bedeutung der Säure beim Zustandekommen des Trennungsaktes habe ich in meiner Arbeit vom Jahre 1925 (s. MÜHLDORF, A., 7, S. 98) geschrieben: „In vielen Fällen wird der Trennungsprozeß durch Austreten von Säure aus den Zellen des Trennungsgewebes unterstützt (v. WIESNER, Frostlaubfall).“ Damit habe ich aber nicht die Berechtigung der Annahme eines Säuremechanismus ausgesprochen, wie dies H. PFEIFFER von mir in seinem Buche „Die pflanzlichen Trennungsgewebe“ (10, S. 179) sagt.

Endlich hat H. PFEIFFER die Vorgänge beim Trennungsakte in der Blattbasis frostgetöteten Laubes mit ganz modernen Mitteln verfolgt, und zwar mit der offenbaren Absicht, die Intervention der Säure hierbei zu eruieren (PFEIFFER, 9). Der Nachweis freier H-Ionen an den Trennungsflächen gelang ihm zwar nicht immer in zufriedenstellender Weise, doch meint PFEIFFER, daß die beobachteten Fälle hinreichend seien, um die Annahme v. WIESNERs zu bekräftigen. Auch beim gewöhnlichen Herbstlaubfall fand PFEIFFER in wenigen Fällen saure Reaktion an den Trennungsflächen, worüber auch v. WIESNER berichtet hat. Am Ende des Absatzes II seiner Arbeit (PFEIFFER, 9) drückt er sich folgendermaßen aus: „Es ist also ziemlich sicher, daß bei der periodischen Entblätterung wenigstens häufig eine Säuremazeration mitwirkt. Trotzdem gelangen wir im allgemeinen zu einer Bestätigung der Auffassung v. WIESNERs, daß, ebenso wie der herbstliche Laubfall im wesentlichen durch den Turgeszenzmechanismus bewirkt wird,

der Frostlaubfall hauptsächlich unter der Wirkung des Mazerationsmechanismus steht.“ Man merkt also eine deutliche Gegenüberstellung des Turgeszenz- und Mazerationsmechanismus. Diese Gegenüberstellung tritt ganz besonders im Abschnitt IV der genannten Arbeit zutage, wo PFEIFFER die folgende Tabelle aufstellt:

I. Aktive Trennungsmechanismen:

a) Conglabarationsmechanismen	1. Schwellungsmechanismus, 2. Turgeszenzmechanismus,
b) Remittationsmechanismen	3. Mazerationsmechanismus, 4. Accessionsmechanismus,

II. Passive Trennungsmechanismen:

5. Hygroskopizitätsmechanismus,
6. Kohäsionsmechanismus,
7. Mechanisch bedingte Mechanismen.

In gleicher Weise äußert sich PFEIFFER auch in seinem Buche „Die pflanzlichen Trennungsgewebe“ (10, S. 178 ff.).

3. Ich habe im Herbste der Jahre 1926 und 1927 eine Anzahl von Versuchen angestellt, um die näheren Umstände der Ablösung beim Frostlaubfall zu erkunden, da bei dieser Art von Laubfall eine Anzahl sehr interessanter Probleme zusammentreffen, welche imstande sind, auch im allgemeinen die Trennungsvorgänge im Pflanzenreiche zu beleuchten. Doch bevor ich auf diese Versuche eingehe, muß ich noch einige Bemerkungen allgemeiner Natur machen.

4. Ich habe im Jahre 1925 zum ersten Male genaue Definitionen der Begriffe „Trennungsprozeß“ und „Trennungsmechanik“ resp. „Trennungsmechanismus“ gegeben. Auf Seite 97—98 meiner oben zitierten Arbeit sage ich folgendes:

„Die Art und der Verlauf, wie es zum Auseinanderweichen der Zellen kommt, nennen wir den Trennungsprozeß oder Trennungsvorgang, die hierbei zur Geltung kommende Kraft im Vereine mit dem Gewebe den Trennungsmechanismus.“

„Die Trennung geht entweder in den Mittelwänden der Zellen vor sich, wobei diese entweder gelöst oder gesprengt werden (im ersten Fall ist der Trennungsprozeß tekolyt, im zweiten schizolyt), oder die Trennung geht quer durch die Zellen hindurch, indem die Zellwände zerbrochen oder aufgelöst werden (im ersten Fall ist der Trennungsvorgang rhexolyt, im zweiten histolyt). Die Trennungsvorgänge können entweder rein auftreten oder gemischt, so Tekolyse mit Rhexolyse, Rhexolyse mit Histolyse.“

„Der Mechanismus der Vorrichtung in der Trennungszone (Trennungsmechanismus) kann entweder selbsttätig (aktiv) sein, wenn der Trennungsvorgang ohne Zuhilfenahme einer fremden Kraft erfolgt; sonst ist er passiv[1]). Beim aktiven Mechanismus[2]) wird die Kraft von den lebenden Zellen der Vorrichtung selbst gespendet, beim passiven hingegen nicht; d. h. im ersten Falle ist das Trennungsgewebe gewöhnlich lebend, im zweiten gewöhnlich tot."

Von den aktiven Mechanismen unterscheide ich den Schleimmechanismus, welchem H. PFEIFFER den viel besseren Namen Schwellungsmechanismus gibt — er beruht auf der Spannung des innerhalb der Trennungselemente befindlichen Schleimes (etwa beim Annulus der Laubmoose) — und den Turgormechanismus, der vielfach auch Turgeszenzmechanismus genannt wird; seine Kraft entstammt dem erhöhten Turgor der Zellen im Momente des Trennungsaktes.

Ich muß hier hervorheben, was in meiner obengenannten Arbeit nicht überall klar zum Vorschein kommt, und was auch ganz besonders von H. PFEIFFER nicht berücksichtigt wurde, daß „Mechanik" und „Mechanismus" nicht immer gleichzusetzen sind. In der Biologie findet man diese beiden Ausdrücke sehr oft synonym gebraucht, unbeschadet der Genauigkeit der Angaben. So kann man, ohne Unverständlichkeiten zu befürchten, oft von der Mechanik oder dem Mechanismus der Vererbung reden. Muß man aber auch einmal genau sein, so wird man zwischen beiden unbedingt einen Unterschied setzen müssen; denn unzweifelhaft ist Mechanismus als Konkretum aufzufassen und bedeutet einen Komplex von Zellen etwa oder ein System, das durch den Besitz einer gewissen Energie ausgezeichnet ist; die Art und Weise nun, wie sich diese Energie äußert, und der Ablauf dieser Äußerung machen die Mechanik aus. Es ist selbstverständlich, daß gerade die Art der Mechanik den Mechanismus in der typischsten Weise kennzeichnet und man zur Beschreibung des letzteren die Mechanik heranziehen wird, die ihrerseits am besten durch die Energie gekennzeichnet ist.

---

1) Dieser Satz könnte auch folgendermaßen lauten: Den Mechanismus der Vorrichtung in der Trennungszone (Trennungsmechanismus) wollen wir nach seiner Mechanik begreifen, die entweder selbsttätig (aktiv) oder passiv sein kann, je nachdem die Trennung mit oder ohne Zuhilfenahme einer fremden Kraft erfolgt.

2) Könnte auch lauten: Bei einem Mechanismus mit aktiver Mechanik (aktiver Mechanismus) etc.

Wenn wir nun zur Tabelle der Trennungsmechanismen von H. PFEIFFER zurückkehren, so können wir nicht umhin, festzustellen, daß die Energie, die sich im Accessionsmechanismus manifestiert, unbedingt in der Turgorkraft der Trennungszellen ihren Ursprung hat; denn ein Wachstum von Zellen ohne Turgeszenz ist unverständlich. Mithin kann der Accessionsmechanismus, dessen Mechanik auf dem Turgor beruht, nur ein Turgeszenzmechanismus sein. Wir können ihm höchstens den Wert einer Sonderart von Turgeszensmechanismus zusprechen, bei dem die Trennungszellen mehr oder weniger wachsen. Dies trifft übrigens für fast alle Turgeszenzmechanismen zu; bei ihnen ist schon seit langem eine mehr oder weniger deutlich ausgesprochene Vergrößerung des Volumens der Zellen infolge der erhöhten Turgeszenz bekannt.

Außer diesem Grund können wir noch einen anderen allgemeinerer Art gegen die Annahme eines Accessionsmechanismus anführen. Wir haben uns doch vorgenommen, die Mechanismen nach der in ihnen sich manifestierenden Energie einzuteilen und nicht nach anderen Momenten (Wachstum etc.) — ein Prinzip, welches H. PFEIFFER schon damit annimmt, daß er gleich zwei große Gruppen von Mechanismen unterscheidet: aktive und passive. Es ist weiterhin schwer, sich vorzustellen, daß der Accessionsmechanismus ein Remittations(Entspannungs)mechanismus sein soll, da doch Entspannung keine aktive Beteiligung der Trennungsenergie bedeutet; wir müssen vielmehr annehmen, daß eine stets zunehmende Kraft (Turgor) die wachsenden Zellen aneinander verschiebt und damit die Separation bewerkstelligt. Dies macht ihn erst zum aktiven Mechanismus.

Das über den Accessionsmechanismus Gesagte gilt in einiger Hinsicht auch für den „Mazerationsmechanismus“ H. PFEIFFERs. Mazeration bedeutet „Einweichen, Zergehen“. In unserem Falle handelt es sich um ein Zergehen der Mittellamelle. Nun ist dies gerade dasjenige, was meine „Tekolyse“ kennzeichnet (s. o.), ist also ein Trennungsprozeß. Überhaupt muß ein für allemal festgestellt werden, daß ein Mechanismus, dessen Mechanik auf der Turgorkraft beruht, ohne vorhergehende Mazeration (Tekolyse) der Mittelwände gar nicht denkbar ist. Eine Erhöhung der Turgeszenz ohne vorhergegangene Trennung der Zellen kann höchstens eine stärkere Steifheit des Organes mit sich bringen, nie aber eine Separation. Die Mazeration ist also eine conditio sine qua non des Turgeszenzmechanismus, vielleicht auch noch des Schwellungsmechanismus. Da sie einen Trennungsprozeß bedeutet, so kann

sie, denke ich, nicht gut zur Charakterisierung von Mechanismen herangezogen werden, da wir diese durch ihre Mechanik — also ihre Energie — kennzeichnen und einteilen wollen (s. MÜHLDORF, 7, 8); denn damit ist uns nicht viel gedient, wenn wir sowohl die Trennungsprozesse als auch die Mechanismen nach den gleichen Einteilungsprinzipien behandeln.

Richtiger als „Mazerationsmechanismus" ist das Wort „Säuremechanismus", welches H. PFEIFFER und andere Autoren als gleichwertig mit dem ersten gebrauchen. Es besagt etwa, daß die ihm zukommende Mechanik auf der chemischen Energie freier H-Ionen beruht. Man könnte dann die aktiven Mechanismen in durch physikalische und chemische Energien bedingte einteilen. Für diesen Fall müßte man aber auch unbedingt nachweisen, daß der in Frage stehende „Säuremechanismus" wirklich nur oder zumindest in der Hauptsache seine Energie den freien H-Ionen verdankt. Nun ist mit Bestimmtheit nicht die Säurewirkung bei dem Herbstlaubfalle, wo sie zum Teile nachgewiesen und größtenteils nur erschlossen worden ist, der ausschließliche Energiefaktor, welcher das Blatt zum Abfallen bringt — nachdem die Tekolyse innerhalb der Trennungselemente perfekt geworden ist —, sondern hauptsächlich der Turgor, und die Säure kann höchstens die Tekolyse unterstützt haben (s. MÜHLDORF, 7, 8).

Ein anderer Laubfall, wo die „Säuremechanik" fast ausschließlich wirken soll, ist der Frostlaubfall. So berichtet wenigstens H. PFEIFFER. Einen Säuremechanismus werden wir aber auch hier nur dann zu Recht bestehen lassen können, wenn bei der Abtrennung des frostbetroffenen Laubes (Frostlaubfall) die Säure das alleinige oder zumindest das wichtigste ablösende Moment bedeutet, und wenn die Trennungszellen spezielle strukturelle Besonderheiten zur Säurebildung und zur leichteren Bewerkstelligung der Säuremechanik zeigen werden; denn nur in diesem Falle kann der Mechanismus auch als aktiv bezeichnet werden. Seine Zellen müssen irgendwie regulatorisch in den Verlauf der Trennung eingreifen (was für den Turgor- und höchstwahrscheinlich auch für den Schwellungsmechanismus zutrifft).

5. Meine Versuche gingen darauf hinaus, vor allem den Frostlaubfall zu erklären und ihn mit anderen Laubfallarten in Parallele zu stellen. Zur Ausführung der Experimente bediente ich mich einer sehr einfachen Vorrichtung, nämlich eines größeren Holzkübels, in den ein viel kleinerer Aluminiumkessel eingebracht war. Beide trugen gut angepaßte Deckel. Zwischen den Innenkessel und den Außenkübel wurde eine Kältemischung (Eis und

Salz im Verhältnis 3 : 1) eingefüllt und dann dieser einfache „Gefrierapparat“ gut mit Teppichen u. dgl. zugedeckt und in einen kühlen Keller gestellt. Die Zeit meiner Versuche fällt in den Oktober und November der Jahre 1926 und 1927. Das Material der Untersuchung bestand aus leicht erreichbaren Pflanzen: *Coleus hibridus*, dessen Empfindlichkeit laubabwerfenden Faktoren gegenüber bekannt ist, *Begonia rex* und verschiedenen Laubbäumen, von denen ich nur frischgeschnittene Zweige benutzte, nachdem ich mich überzeugt hatte, daß das Fehlen der Wurzeln die Versuchsergebnisse gar nicht beeinflußte. Die Temperatur, welcher die Pflanzen in der genannten Gefriervorrichtung ausgesetzt waren, betrug 14—20° C. Diese Temperatur genügte, damit die Pflanzen in kurzer Zeit (ich ließ sie im Gefrierapparat 12—24 Stunden) entweder ganz (*Coleus*, *Begonia*) oder nur ihre Blätter erfrieren. Als ich derart behandelte Pflanzen herausnahm, waren ihre Blätter mit Reif bedeckt, wie er in der Natur auch zu beobachten ist, wenn sie einem plötzlichen Nachtfrost zum Opfer fallen.

Vor allem führte ich eine Anzahl eliminierender Versuche aus, um eine möglichst weitgehende Präzision des Begriffes „Frostlaubfall“ zu erreichen. Diese Versuche, über welche zu berichten hier keinen Wert hat, da sie abseits unseres Themas liegen (vgl. MÜHLDORF, 8), lieferten mir das sichere Resultat, daß weder bei den krautigen Pflanzen mit Laubfall (*Coleus*, *Begonia*) noch bei den holzigen Laubbäumen (zur Untersuchung dienten: *Sambucus nigra*, *Syringa vulgaris*, *Acer campestre*, *Aesculus Hippocastanum*, *Tilia cordata*, *Acer montanum*, *Juglans regia* u. a.) durch plötzlich eintretenden Frost Trennungsgewebe induziert werden können. Damit durch unvermutet eintretenden Nachtfrost der herbstliche Laubfall beschleunigt werden soll, müssen stets andere, Separationsgewebe erzeugende Faktoren vorher auf die Pflanze eingewirkt haben (Kälte, ungünstige Lebensverhältnisse, Alter der Blätter etc.). Wenn also Trennungsgewebe bereits angelegt sind, kann durch Frostwirkung eine Beschleunigung der Blattablösung erreicht werden.

Weitere Versuche haben das unzweifelhafte Resultat ergeben, daß das Alter („die Reife“) des Trennungsgewebes von großem Einfluß auf die Schnelligkeit der Blattablösung beim Frostlaubfall ist. Stets konnte ich feststellen, daß ältere Blätter, bei denen das Entwicklungsstadium des Trennungsgewebes ein fortgeschritteneres war, bei Frost rascher sich ablösten als jüngere, ja daß die ganz jungen mit noch sehr schwach entwickeltem oder fehlendem Separationsgewebe nach dem Auftauen der Trennungs-

zone überhaupt nicht abfallen, sondern am Zweige verbleiben. Der Frosttod solcher Blätter bringt es mit sich, daß bei ihnen nachträglich überhaupt keine Trennungsgewebe angelegt werden können. Diese Blätter verbleiben über Winter an den Bäumen und werden von den Atmosphärilien zermürbt und vom Winde abgebrochen.

Die Konstatierung, daß die Wirkung des Frostes beim Frostlaubfall in ganz besonderer Weise von dem Alter des Trennungsgewebes abhängig ist, ist für das Verständnis des Trennungsprozesses und der Ablösungsmechanik frostgetöteter Blätter von größter Bedeutung. Ich habe daher gerade diesem Punkte meine besondere Aufmerksamkeit zugewendet und will die Resultate hier etwas genauer behandeln. Zur Ausführung meiner Experimente bediente ich mich frisch geschnittener Zweige der obengenannten Laubbäume, welche in die beschriebene Gefrierkammer entweder einfach hineingetan wurden, wenn sie nach dem Herausnehmen nicht lange zu leben hatten (dies trifft für die meisten der gemachten Versuche zu), oder mit den Schnittflächen ins Wasser getaucht wurden, wenn sie nach der Frostbehandlung noch am Leben bleiben sollten. Um großblättrige Zweige in dem Aluminiumkessel des Gefrierapparates unterbringen zu können, wurden ihnen die Spreiten einfach abgeschnitten und nur die Blattstiele gelassen, die aber mit Ersatzgewichten von der Schwere der entfernten Blätter (aufgezwickte Holzklammern mit Bleikügelchen, die zusammen das Gewicht des Blattes hatten) versehen wurden.

Über das Entwicklungsstadium resp. die „Reife“ des Trennungsgewebes belehrten mich Schnitte durch die Trennungszone. Freilich lassen sich nicht die Trennungsgewebe vorerst anatomisch untersuchen und dann gefrieren. Wir müssen vielmehr das Alter der Separationszone nach dem äußeren Aussehen der Blätter erkennen. Dies ist aber nicht schwer. Wir fertigen Rasiermesserschnitte durch die Separationszonen der zur Untersuchung verwendeten Blätter an und versuchen, ihr äußeres Aussehen mit der Reife der Trennungszone in Vergleich zu stellen. Man wird bei einiger Übung nach der Färbung der Blätter und nach ihrer Lage an dem Zweige sichere Schlüsse über den Zustand der Trennungsreife ihrer Blattbasen ziehen können. Man weiß, daß der Herbstlaubfall ein „Alterslaubfall“ ist, daß somit die das Trennungsgewebe erzeugenden Faktoren das Alter und die Senilität der Blätter sind. Mithin werden sich auch am Zweige geringe Unterschiede in der Ausbildungszeit der Trennungszonen zwischen den am Grunde und an der Spitze der Zweige stehenden Blättern ergeben.

Nicht alle Blätter an einem Zweige fallen zu gleicher Zeit ab, sondern, gewöhnlich in akropetaler Reihenfolge, die älteren zuerst und dann die jüngeren. Es werden also an den älteren basiskopen Blättern die Trennungsgewebe reifer sein als an den akroskopen. Auch die Blätter aus dem Innern des Strauches resp. Baumes sind stets trennungsreifer als die von der Peripherie, da sie dortselbst beschattet gewesen waren und daher früher aus dem Assimilationsbetriebe ausgeschaltet werden. Wir werden also erwarten, daß diese beschatteten Blätter ein fortgeschritteneres Separationsgewebe haben, wovon uns anatomische Schnitte leicht überzeugen.

Um nun tadellose Schnitte durch Blattbasen in fortgeschrittenerem Trennungsstadium zu machen, umgießen wir sie mit flüssigem Paraffin, da sonst die Blattstiele beim Schneiden leicht vom Blattkissen abfallen. Auf diese Weise hergestellte Schnitte zeigen uns, daß gleichzeitig mit dem Fortschritte der Separation (bei Mazeration der Mittellamelle der Trennungszellen: Tekolyse) weite Klüfte an der Trennungsfläche entstehen. Diese Klüfte oder Interzellularlücken sind um so unscheinbarer, je jünger das Separationsgewebe ist — d. h. je „trennungsunreifer“ es ist. Ganz trennungsreife Separationszonen besitzen so ausgedehnte Zwischenräume, daß das Blatt oft nur durch den Gefäßbündelstrang an seinem Kissen festhält. An vielen Bildern sieht man bei verschiedenen Autoren diese Gewebelücken sehr gut dargestellt, so z. B. TISON (13) Taf. 2, Fig. 31; LÖWI (2) S. 789, Fig. 2.

6. Wir wollen nun einige Versuche beschreiben und die notwendigen Erklärungen geben, soweit sie im Interesse unserer hier gesteckten Aufgabe stehen. In *Acer montanum* bietet sich für uns ein vorzügliches Objekt dar, das, mit genügend großen Blattbasen ausgestattet, uns die Vorgänge an ihnen nach dem Erfrieren noch gut zeigt und außerdem uns die Wahl der Zweige mit Blättern von verschieden fortgeschrittener Trennungsreife nicht schwer macht. Wir geben nun frischgeschnittene Zweige des genannten Baumes in unseren Gefrierapparat und lassen sie über Nacht darin. Voraussetzung ist natürlich, daß sie Blätter mit verschieden alten Trennungszonen haben. Wenn wir sie aus der Gefrierkammer herausnehmen, so sind sie mit einem steifen Rauhreif bedeckt. Bei einem Teile der so behandelten Zweige umgießen wir die Blattbasen sofort mit Paraffin (s. o.), um sie nach dem Auftauen der Separationszone zur Herstellung von anatomischen Schnitten zu verwenden, den Rest stellen wir frei auf. Schon nach wenigen Minuten fallen die untersten Blätter ab, von denen wir wissen,

daß sie die ältesten (reifsten) Separationszonen besitzen, die jüngeren fallen aber erst nach Stunden und die jüngsten, je nach dem Reifestadium der Trennungsgewebe, erst nach Tagen oder von selbst überhaupt nicht ab.

Ich gebe hier eine kleine Tabelle wieder, welche ich nach meinen Resultaten von *Acer montanum* zusammengestellt habe. Es wurden Mitte des Monats Oktober 1927 frisch geschnittene Zweige dieses Baumes mit verschieden trennungsreifen Separationszonen (dies wurde aus der Intensität der gelben Farbe der Blätter geschlossen) in unserem Apparat zum Erfrieren gebracht und nach dem Herausnehmen die Zeiten verglichen, welche notwendig waren, damit sich die Blätter ablösen. An den Zweigen waren je 10 Blätter vorhanden. Es wurden 4 Stufen der Trennungsreife unterschieden: ganz gelb = 4: eine leichte Berührung mit der Hand genügt, um sie abzulösen; weniger gelb = 3: der Widerstand, den sie dem Abbrechen entgegensetzen, ist stärker; gelblich = 2: sie lassen sich mit der Hand an den Trennungszonen wohl abbrechen, nicht aber ablösen; grün = 1: die Abbruchfläche geht unregelmäßig durch die Blattbasen hindurch, das Trennungsgewebe fehlt noch oder ist nur teilweise und schwach angelegt.

Acer montanum.

Separationsreife 4. Von den 10 vorhandenen Blättern fallen nach dem Auftauen der Trennungszone die 4 untersten innerhalb der ersten 5 Min. ab. Weitere 3 innerhalb der nächsten 20 Min. Die restlichen 3 erst nach 30 Min.

Separationsreife 3. Die 4 ersten Blätter fallen erst nach 30 Min. ab, 2 obere in den weiteren 50 Min. Später blies ich leicht gegen die Spreiten und löste derart noch 3 ab. Die 2 letzten hielten sich noch nach 2 Stunden am Zweige.

Separationsreife 2. Nach dem Auftauen fällt von selbst, infolge seiner Eigenschwere, nur das erste Blatt nach einer Stunde ab, zwei weitere konnte ich erst nach einer weiteren Stunde abblasen. Ein Blatt löst sich am nächsten Tage durch Blasen ab. Die übrigen vertrocknen. 2 fallen nach weiteren zwei Tagen vertrocknet ab. Der Rest bleibt am Zweige und kann nur mit der Hand abgebrochen werden.

Separationsreife 1. Kein Blatt fällt ab, alle vertrocknen und bleiben am Zweige haften.

Da einige Zweige längere Zeit zu leben hatten, waren sie im Gefrierapparat mit ihren Schnittenden ins Wasser gestellt worden.

Der anatomische Befund der Blattbasen vor und nach dem Erfrieren und nachträglichen Auftauen bei *Acer montanum* ist ebenfalls sehr interessant. Vor der Einwirkung des Frostes finden sich bei den separationsreifsten Blättern innerhalb ihrer Trennungszonen große Lücken vor, welche durch Mazeration der Mittellamelle entstehen. Ihre Ausdehnung nimmt um so mehr ab, je jünger die Blätter werden, bis endlich bei der Separationsreife 1 höchstens andeutungsweise von Trennungsgeweben, von Zellzwischenräumen aber überhaupt keine Rede sein kann. Nach dem Auftauen der Separationszone sind diese Lücken stark erweitert, was einesteils auf die Abtötung der Zellen und ihre Kollabierung zurückzuführen ist, anderenteils aber auf die Tätigkeit der Eislamelle, welche sich nach dem Gefrieren des Zellsaftes bildet, der im Momente des Frosttodes der Zellen unbedingt ausgepreßt werden muß (s. v. WIESNER, 14; MOLISCH, 5 und 6). Die spaltenbildende Wirkung des Frostes resp. gefrorener Flüssigkeiten innerhalb der Gewebe bringt es mit sich, daß Blätter von *Acer montanum* mit ganz trennungsreifen Basen nach dem Auftauen mit dem Zweige überhaupt durch kein Gewebe zusammenhängen, sondern nur durch eine Eisschicht, mit der sie gleichsam am Blattkissen angeklebt sind. Es ist also leicht verständlich, daß sie nach dem Auftauen dieser Eislamelle sofort abfallen müssen; daher also ihre überraschend schnelle Ablösung.

Über den Ursprung der obenerwähnten Eislamelle haben wir schon oben im Literaturteile dieser Arbeit gesagt, daß sie aus den Zellen diffundierten Vakuolensaft darstellt, der gefroren ist. Dieser Zellsaft bedingt die saure Reaktion der Trennungsflächen nach Frostlaubfall. Messungen des Säuregrades habe ich nicht unternommen. Ich habe aber an Tangentialschnitten durch die Trennungsflächen oft genug feststellen können, daß bei Frostlaubfall mit unvollständiger Separationsreife der Zellen und bei der Rhexolyse, welche sich beim Abfall solcher Blätter ergibt, eine Anzahl von Zellen zerrissen ist, und daher an den Flächen sogar Zellplasma austreten muß. Da auch beim gewöhnlichen Herbstlaubfall allerlei äußere mechanische Kräfte oft das Blatt abbrechen noch bevor die Mazeration an der ganzen Ausdehnung der Trennungsfläche perfekt geworden ist, und daher einige Zellen rhexolytisch aus dem Verbande treten müssen, so werden die Literaturangaben über Säureaustritt bei dieser Art von Laubfall verständlich. Denn

es ist nicht anzunehmen, daß auch beim Herbstlaubfall eine regulatorische Teilnahme von Säure an der Tekolyse (Mazeration) der Mittellamellen stattfindet; doch stehen genaue Untersuchungen, die in größerem Maßstabe ausgeführt werden müßten, noch aus.

Als Resultat des oben Gesagten und unseres oben genauer durchgeführten Beispieles können wir folgendes festlegen: 1. Der Frost vermag nicht selbst ein Trennungsgewebe zu produzieren. 2. Der Frostlaubfall ist nur dann möglich, wenn sich ein Trennungsgewebe bereits angelegt vorfindet. 3. Sofortige Blattablösung nach dem Auftauen der Trennungszone erfolgt nur bei ganz separationsreifen Zonen. 4. Beim Erfrieren der Trennungszone wird aus den Zellen saurer Zellsaft in die durch Mazeration der Mittelmembran entstehenden Lücken gepreßt und erfriert hier zu einer Eislamelle.

7. Wir könnten nun versuchen, einige definitive Schlüsse über die Momente zu ziehen, welche den Trennungsprozeß hervorrufen, und worauf sich die Mechanik der Ablösung gründet, oder besser gesagt darüber, welchem energetischen Faktor wir bei der Ablösung mehr Bedeutung beimessen sollen, dem sauren Charakter des herausfiltrierten Zellsaftes oder der Bildung der Eislamelle. Der Zellsaft wirkt zweifellos mazerierend auf die Mittelmembran ein, und die Eislamelle äußert sich rein passiv, indem sie die vorgefundene Lücke vergrößert und die Gewebe mechanisch zerreißt (vgl. SORAUER, 11). Es ist nicht daran zu zweifeln, daß beide Momente einander helfend eingreifen, doch eines wird unbedingt als Hauptmoment (Hauptfaktor) anzusprechen sein.

Doch bevor wir hier eine definitive Entscheidung treffen, will ich noch zwei Beispiele anführen.

Zweige von *Tilia cordata* wurden am 15. Oktober 1926 in unsern oben beschriebenen Gefrierapparat getan. Sie waren so ausgewählt worden, daß unter ihnen alle Grade von Trennungsreife vertreten waren. Nach einem Verweilen von 10 Stunden bei einer Temperatur von 14—20° C wurden sie stark bereift herausgenommen. Ein Zweig wurde bei Zimmertemperatur sich selbst überlassen, beim anderen aber versuchte ich, einen Einblick in das Aussehen der Eislamelle zu gewinnen. Beim ersten Zweige fielen in der ersten halben Stunde 3 Blätter von selbst ab, 3 weitere waren nach der genannten Zeit durch Blasen herabzubringen, 2 waren nur nach einer Berührung mit der Hand abzulösen, und das letzte hielt sich noch fest, doch am nächsten Tage genügte eine leichte Berührung, um es zum Abfallen zu bringen. Die Schnelligkeit der Blattablösung hängt, wie wir schon wissen, von der Trennungsreife der Blattbasen resp. von der Ausdehnung der

Mazeration der Mittelmembran ab. Sie hängt aber auch noch, was uns gerade hier am meisten interessiert, von der Dicke der Eisschicht innerhalb der Separationszone ab. Wenn wir nämlich einen von den oben erwähnten Zweigen gleich nach Herausnehmen aus der Gefrierkammer, also noch bevor die Blattbasen aufgetaut sind, auf das Aussehen der Eisschicht untersuchen, so finden wir, daß sich eine solche freie Eislamelle nur bei den mit Separationslücken ausgestatteten Trennungszonen vorfindet, während die jüngeren Blätter, ohne solche Zwischenräume, wohl erfrorene Basen aufzuweisen haben, aber keine freie Eisbildung zwischen den Zellen. Der saure Zellsaft ist zweifellos bei allen Blättern in gleich starker Weise nach der Frosttötung des Plasmas zu den Mittellamellen ausgetreten, er kann also bei allen in gleich starker Weise mazerierend wirken. Wenn aber die unteren, separationsreiferen Blätter rascher abfallen, so ist dies nur der spaltenbildenden Wirkung der freien Eisschicht zuzuschreiben. Wenigstens bei den unteren, sich rasch nach dem Auftauen der Trennungszone ablösenden Blättern, ist die Eisschicht als der Hauptfaktor der sofortigen Entblätterung anzusehen und diese sofort abfallenden Blätter kennzeichnen gerade den Frostlaubfall; sie sind es, welche ihn am typischsten kennzeichnen, da die restlichen Blätter erst in größeren Zeitabständen zu Boden fallen.

Was nun die anderen Blätter anbelangt, wo keine Wirkung einer freien Eisschicht zu verzeichnen ist, wo aber die Blattbasen auch erfroren waren, da können die freien H-Ionen nur insofern mazerierend einwirken, als schon durch andere normale chemische Agentien vorgearbeitet worden war; denn wenn die Blätter abgelöst sind, so finden wir an den Trennungsflächen eine Menge zerrissener Zellen, was für uns ein sicheres Zeichen ist, daß hier Rhexolyse stattgefunden hat. Es ist daher unbedingt anzunehmen, daß hier die Vorgänge der Ablösung passiv sind, d. h. daß die Zellen keinerlei regulatorische Tätigkeit ausüben. Wenn die frostgetöteten Zellen nicht zerrissen worden wären, sondern durch die ausgepreßten organischen Säuren an ihren Mittellamellen mazeriert wären, dann erst könnte man eventuell von einer Säuremechanik sprechen, wobei noch hinzuzufügen wäre, daß ein solcher Mechanismus unter den gegebenen Verhältnissen nicht aktiv, sondern passiv sein müßte, da doch seine Mechanik in gar keiner Weise von den toten Trennungszellen aktiv beeinflußt werden kann. Die Rhexolyse der frostgetöteten Blätter mit noch nicht genügend separationsreifen Trennungszonen wird aber durch äußere Kräfte besorgt, wie durch die Eigenschwere der Blätter, Wind, Regen etc.

Das zweite der hier näher zu behandelnden Beispiele bezieht sich auf *Sambucus nigra*, deren Blattbasen bekanntlich groß sind[1]). Mehrere Zweige mit verschieden separationsreifen Basen wurden in den Gefrierapparat gebracht und nach ungefähr 15 Stunden stark bereift herausgenommen. Zwei Zweige wurden sich selbst überlassen, um bei ihnen die Reihenfolge und die Schnelligkeit des Blattfalles nach dem Auftauen zu kontrollieren. Bei einem wurden für anatomische Schnitte die Basen mit Paraffin umgossen, um den Zustand der Trennung und die Frostwirkung innerhalb der Trennungszone zu beobachten.

Zwei andere endlich wurden auf das Vorhandensein resp. das Aussehen der Eisschichte geprüft.

Nur die untersten (ältesten) Blätter mit Basen, etwa von der Separationsreife 4, fielen schon nach 5—6 Minuten ab, die restlichen erst später, ja bei der Separationsreife 2 blieben die jüngsten ganz haften, gleich denen von der Separationsreife 1. Ich verzichte darauf, dies hier auch in Form einer Tabelle darzustellen, da diese im Prinzip uns das gleiche zeigen würde, wie die oben für *Acer montanum* gegebene.

Die erstabgefallenen Blätter wiesen an der freigelegten Blattnarbe eine recht ansehnliche Eisschichte auf, ja es ist unbedingt anzunehmen, daß diese den einzigen Zusammenhalt zwischen Blatt und Zweig aufrechterhielt. Diese Eislamelle war nur an den separationsreifsten Basen zu sehen. Anatomische Schnitte zeigen uns, daß die Trennungszellen hier mit fast glatten Wänden aus dem Kontakt getreten waren, da hier offenbar die Mazeration schon vor dem Erfrieren fast perfekt war. Natürlich sind die Zellen alle frostgetötet. Damit ist deutlich erwiesen, daß zur sofortigen Ablösung des Blattes nach dem Auftauen der Trennungszone die Mazeration weit fortgeschritten sein muß und die Anwesenheit einer Eisschicht unbedingt notwendig ist. Denn an den Blättern, wo die beiden genannten Bedingungen nicht zutreffen, da geschieht die Ablösung später, und je später sie erfolgt, desto besser drückt sich bei ihnen die Rhexolyse aus. Eine nennenswerte Mitbeteiligung des aus den toten Zellen ausgepreßten Zellsaftes an der Mazeration der Mittellamellen müssen wir in Abrede stellen, da sich der Zellsaft an den weniger separationsreifen Trennungsgeweben, wo er ebenso gut wirken könnte wie bei den ganz reifen, in keiner besonderen Art manifestiert; hier sind Rhexolysen die Regel.

---

1) Wo die Blättchen abgefallen waren, da wurden nur die zurückgebliebenen Blattstiele untersucht.

8. Die hier mitgeteilten Resultate habe ich auch an den folgenden Pflanzen erhalten, die ich in den Kreis der näheren Untersuchung ziehen konnte: *Juglans regia*, *Corylus Avellana*, *Fraxinus excelsior*, *Aesculus Hippocastanum*, *Syringa vulgaris*. Andere Pflanzen, mit denen ich mich nur vorübergehend beschäftigt habe, sind: *Pirus Malus*, *Acer campestre*, *Acer Pseudoplatanus* u. a. Die näher behandelten bestätigen übrigens die in der Natur gemachten Beobachtungen. Jedermann kann in der Natur leicht sehen, daß nach einem Nachtfrost die frostüberraschten Blätter nicht alle nach dem Auftauen sofort abfallen. Diejenigen, welche es aber tun, sind alle durch den Besitz einer mehr oder weniger dicken Eisschichte an den Trennungsflächen ausgezeichnet (s. MOHL, 4), welche oft den einzigen Zusammenhalt zwischen Blattstiel und Basis darstellt. Je später die Blätter sich ablösen, desto unscheinbarer ist die Eislamelle, bis sie überhaupt fehlt: dies sind die jüngsten Blätter. Sie werden durch Wind und Regen zermürbt und abgeweht. Wo überhaupt keine Trennungsgewebe vor dem Erfrieren angelegt vorlagen, da können weder der Frost noch die unzweifelhaft auch hier zu den Mittelmembranen ausgetretenen Säuren etwas für die Ablösung tun. Solche Blätter verbleiben den Winter über am Baume. Die Zahl der Bäume, bei denen wir im Winter vertrocknete Blätter in Menge antreffen können, ist nicht gering (s. SORAUER, 12, 1. Bd. S. 560). —

9. Wir können zum Schlusse die Resultate unserer obigen Auseinandersetzungen wie folgt zusammenfassen. Der Frostlaubfall ist ein gewöhnlicher Herbstlaubfall mit nachträglich frostgetöteter Separationszone. Er wird seiner Doppelnatur gemäß, solange er noch Herbstlaubfall ist, den für diesen charakteristischen Trennungsvorgang und die entsprechende Mechanik zeigen; d. h. die Mittellamelle der Trennungszellen wird mazeriert (der Trennungsvorgang ist eine Tekolyse) und die bei der definitiven Separation zum Ausdruck kommende Mechanik basiert hauptsächlichst auf einer Erhöhung des Turgordruckes der lebenden Trennungselemente. Die Mechanik ist also aktiv und der ganze Mechanismus mithin ein Turgor- oder Turgeszenzmechanismus (1. Phase des Frostlaubfalles). Nach dem Erfrieren und dem Auftauen der Trennungszone aber ändern sich der Prozeß und die Mechanik vollständig (2. Phase des Frostlaubfalles). Der tote Protoplast läßt den Zellsaft austreten, der sich in den durch frühere Mazeration erzeugten Lücken (soweit solche vorhanden sind) zwischen den Trennungszellen ansammelt und dort zu einer Eisschicht gefriert, die nun nach dem Prinzip von Eis- und Frostspaltenbildungen die Gewebe

auseinandersprengt, so daß die Blätter sofort nach dem Auftauen der Eislamelle abfallen. Bei seinem Austritt und besonders nach dem Auftauen hilft der etwas saure Zellsaft die Mittelwände der Trennungszellen mazerieren (auflösen), doch nur soweit, als die Mazeration schon durch andere normale Agentien noch aus der Zeit der ersten Phase vorbereitet war. Dies müssen wir aus dem Umstande schließen, daß bei Trennungsgeweben ohne Mazerationslücken, bei denen zweifellos auch der Zellsaft zu den Mittelwänden ausgetreten war, sich keine regelmäßige Separation mit glatten Trennungsflächen ergibt, sondern Rhexolysen. Bei Blättern ohne Lücken innerhalb der Trennungszone erleiden die jungen und zarten Trennungsgewebe durch das Erfrieren weitgehende Destruktionen, die selbstverständlich nicht ohne Einfluß auf den Prozeß und die Mechanik der Trennung sind. Die Zellwände und das Plasma beginnen sich zu zersetzen und erhöhen damit die Widerstandslosigkeit der Trennungszone gegenüber den äußeren mechanischen Einflüssen. Eine aktive Beteiligung ihrerseits an dem Prozeß oder der Mechanik der Ablösung ist ausgeschlossen. Der Trennungsvorgang ist somit eine Rhexolyse, und die Mechanik beruht auf fremder Kraft, der Trennungsmechanismus ist mithin passiv. — —

Einen ausführlicheren Bericht über die physiologische Analyse des Frostlaubfalles habe ich in dem „Buletinul Facultății de Științe din Cernăuți“, Bd. II, 1928, veröffentlicht. Dieser Bericht enthält auch einen Versuch einer Einteilung der Laubfallarten nach inneren und äußeren Faktoren.

Cernăuți (Rumänien), Bot. Institut der Universität.

Literaturverzeichnis.

1. KUBART, B., Organische Ablösung der Korollen nebst Bemerkungen über die MOHLsche Trennungsschichte. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien 1906. I. Abt., Bd. 105, math.-naturw. Kl.
2. LÖWI, E., Untersuchungen über Blattablösung und verwandte Erscheinungen. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. 1, Bd. 116, 1906, S. 983—1024.
3. MEZ, C., Neue Untersuchungen über das Erfrieren eisbeständiger Pflanzen. Flora, Bd. 94, 1905, S. 89—123.
4. MOHL, H. v., Die anatomischen Veränderungen des Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blätter herbeiführen. Bot. Ztg., Bd. 18, 1860, S. 1—7 und 9—17.
5. MOLISCH, H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. 4. Aufl. Jena 1921.
6. —, —, Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena 1897.

7. MÜHLDORF, A., Über den Ablösungsmodus der Gallen von ihren Wirtspflanzen nebst einer kritischen Übersicht über die Trennungserscheinungen im Pflanzenreiche. Beih. Bot. Zentralbl., Abt. 1, Bd. 42, S. 1—110.
8. —, —, Physiologische Analyse des Frostlaubfalles. Buletinul Facultății de Științe din Cernăuți, Bd. 2, Heft 2, S. 267-304.
9. PFEIFFER, H., Über Unterschiede im Chemismus der Trennungsgewebe bei periodischem und Frostlaubfall nebst einer Klassifizierung der pflanzlichen Trennungsmechanismen überhaupt. Bot. Arch., Bd. 18, 1927, S. 319—326.
10. —, —, Die pflanzlichen Trennungsgewebe. In „Handbuch der Pflanzenanatomie", herausgeg. v. K. LINSBAUER. Bd. 5, Berlin 1928.
11. SORAUER, P., Die mechanischen Wirkungen des Frostes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 24, 1906, S. 43—54.
12. —, —, Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 4. Aufl. Berlin 1921—1928.
13. TISON, A., Recherches sur la chute des feuilles chez les Dicotylédones. Diss. CAËN. 1900.
14. WIESNER, J. v., Über Frostlaubfall nebst Bemerkungen über die Mechanik der Blattablösung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 23, 1905, S. 49—60.

68. K. Schubert: Über Temperaturmessungen an der Blüte von Vinca minor.

(1. Mitteilung.)

(Mit 14 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 24. November 1928. Vorgetragen in der Novembersitzung.)

Fragestellung.

Eines der wichtigsten Ergebnisse der anatomischen Untersuchung der Blütenblätter ist die Erkenntnis, daß die Epidermis, im besonderen in ihrer papillösen Ausbildung, das charakteristische Gewebe des Schauapparates ist. Bei der Diskussion des Funktionskomplexes der Epidermis drängt sich bald die energetische Frage in den Vordergrund, die unter Berücksichtigung des Vorkommens von Pigmenten Beiträge zu einer Physiologie der Blüte zu erbringen verspricht. Durch thermoelektrische Messungen versuchte ich, diesem Ziele näherzukommen.

Temperaturmessungen im Pflanzenreich sind seit den Tagen von SACHS schrittweise mit der Vervollkommnung der physikalischen Meßinstrumente immer wieder gemacht worden. Es genügt, an die Arbeiten von DETMER, STAHL, WIESNER und seiner Schüler, LEICK zu erinnern. Auf thermoelektrischem Wege untersuchte neuerdings F. FURLANI (Fortschritte der Landwirtschaft Bd. 1, H. 20, p. 629—636) unter anderem die Diathermansie von Pflanzenblättern mit Hilfe des neuen ZEISSschen Schleifengalvanometers.

Meinen experimentellen Untersuchungen lagen folgende Fragen zu Grunde: Wie groß ist die Reflexion an der Epidermis in Abhängigkeit von ihrer Ausbildung? Wie groß ist die Absorption der eingestrahlten Energie in Abhängigkeit von Epidermisgestaltung und Farbstoffgehalt? In der vorliegenden Mitteilung wird die erste Frage behandelt.

Als Versuchsobjekt diente *Vinca minor*, da mir die hier vorkommenden Linsen in den Papillen besonders geeignet erschienen, um die Frage nach der Papillenwirkung zu untersuchen. Auch eine ganze Reihe anderer Pflanzen wurden zu Messungen herangezogen; aber da die hierbei gefundenen Werte durch Vervollkommnung der Apparate z. T. überholt sind, soll im folgenden zunächst nur über die Ergebnisse bei *Vinca minor* berichtet werden.

Methodik.

Da offensichtlich nur eine thermoelektrische Messung angewandt werden konnte, und da es sich um die Beobachtung kleiner und kleinster Werte handelte, mußte in bezug auf die Apparatur die Erfüllung folgender Bedingungen gefordert werden. Die thermoelektrischen Kräfte der zu benutzenden Elemente mußten bei maximaler Größe im Intervall der Versuchstemperaturen innerhalb der Grenzen der Beobachtungsfehler gleich sein, um Interpolationsfehler ausschalten zu können. Denn die Elemente sollten gleichzeitig an verschiedenen Stellen der Blüte angelegt werden.

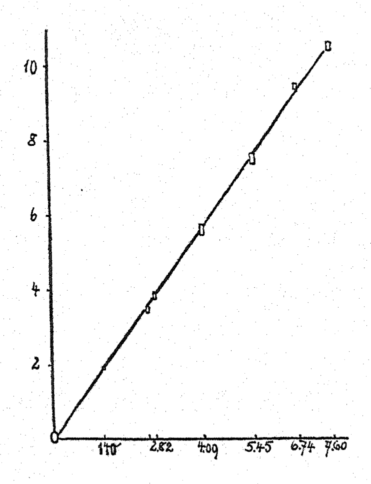


Abb. 1. Eichung der Chromnickel-Konstantan-Elemente. Abszisse: Temperaturdifferenz der beiden Lötstellen (° C). Ordinate: Galvanometerausschlag (cm). □ Streugebiet der Elemente „weiß", „braun", „schwarz".

Vom Galvanometer war bei großer Empfindlichkeit Nullpunktkonstanz und schnellstes Einspielen ohne Schwingungen zu verlangen. Den an die Thermoelemente gestellten Anforderungen wurden nach mancherlei Versuchen die von der Firma Paul BRAUN, Berlin-Rosenthal 1, gelieferten Chromnickel-Konstanten-Elemente am ehesten gerecht. Abb. 1 gibt die Eichungskurve wieder.

Tabelle 1.

Differenz der Lötstellen in °C	1.40	2.58	2.82	4.09	5.45	6.74	7.60	
Element „weiß" . .	1.93	3.40	3.82	5.53	7.43	9.38	10.40	Galv.-Ausschlag (cm)
Element „braun" .	1.93	3.46	3.89	5.60	7.52	9.41	10.50	
Element „schwarz"	1.93	3.48	3.90	5.67	7.58	9.48	10.60	

Die Kurve zeigt eine gewisse Streuung. Wie eine Umrechnung ergibt (vgl. Tabelle 2), wird aber trotzdem innerhalb der Versuchstemperaturen eine Genauigkeit von 0.01° C bei einem Galvanometerausschlag von 0.1 mm erreicht.

Tabelle 2.

Differenz der Lötstellen in °C		1.40	2.58	2.82	4.09	5.45	6.74	7.60
1.0 cm Galv.-Ausschl. entspricht °C	„weiß“	0.76	0.76	0.74	0.74	0.73	0.72	0.73
	„schwarz“	0.76	0.74	0.72	0.72	0.72	0.71	0.71

Da 0.1 mm Ausschlag der unteren Grenze der Ablesbarkeit, rechnerisch im Versuchsintervall mindestens 0.0071° C und höchstens 0.0076° C entspricht, sind die Messungen bis zu einer Temperaturdifferenz von 5° C auf jeden Fall bis auf 0.01° C genau.

Als Meßinstrument erwies sich das von der Firma P. J. KIPP & ZONEN, Delft-Holland (Vertreter E. LEYBOLDs Nachfolger, Berlin NW 7), konstruierte MOLLsche Galvanometer (nach dem Prinzip DEPREZ-d'ARSONVAL) am geeignetsten. Unter Innehalten der für thermoelektrische Messungen bekannten Vorsichtsmaßnahmen (Klemmenschutz, Festlegen der Leitungen, Konstanz der zweiten Lötstelle) wurde die nadelförmige erste Lötstelle der zu ermittelnden Temperatur ausgesetzt. Im allgemeinen wurden drei Beobachtungsstellen gemessen: die Temperatur der nächsten Umgebung des Beobachtungsobjektes (T_A = Außentemperatur), die Temperatur auf der Oberseite (T_O) und die auf der Unterseite (T_U). Durch einen Umschalter mit Quecksilberkontakten wurden die drei Meßstellen nacheinander innerhalb einer Minute — entsprechend der Dauer von 15—20 Sekunden für eine Messung — eingeschaltet. Aus den immer wieder festzustellenden, oft allerdings geringen Schwankungen in selbst kurzen Zeitintervallen ergab sich die Notwendigkeit einer möglichst fortlaufenden Beobachtung; so wurde angestrebt, die Temperaturverhältnisse in Form von Kurven zu ermitteln. Die innerhalb einer Minute ausgeführten Messungen bilden ein Wertetripel, wobei Konstanz der Außenbedingungen in dieser Periode vorausgesetzt wird. Nicht selten auftretende Schwankungen des Ausschlages haben Luftströmungen zur Ursache. Um diese möglichst auszuschalten, wurde das Untersuchungsobjekt in einen kubischen Glaskasten gebracht, dessen eine Seitenfläche zur Einführung der Thermoelemente z. T. aus einem Perlvorhang bestand. Durch ihn hindurch gelang die Orientierung der Thermonadeln ohne Schwierigkeiten und ohne daß große Luftströmungen erzeugt wurden. Aber trotz aller Vorsichtsmaßregeln zeigen doch noch

häufig die ersten Messungen einer Reihe Schwankungen. Die Orientierung des T_O-messenden Elementes geschah mit Hilfe des Tubus des METZNERschen Horizontal-Vertikal-Mikroskops, in dem das Element festgelegt war. Durch NONIUSablesung wurde der jeweilige Abstand des Elements von der Epidermis ermittelt. Da aber die Lage des Untersuchungsobjektes im Raum nicht fix ist — durch Krümmungs- und Wachstumsvorgänge bedingt —, muß im Laufe einer Versuchsreihe die Nullage des Elementes (tangentiale Berührung des Objektes) mehrmals kontrolliert werden. T_U lag bei der Messung der unterseitigen Epidermis so nahe wie möglich an, ohne sie aber zu berühren. Leider war es aus räumlichen Gründen unmöglich, für T_U gleichzeitig dieselbe genaue Art der Orientierung wie für T_O einzuführen. Die zweiten Lötstellen der Elemente befanden sich in einer mit Wasser gefüllten Thermosflasche, deren Temperatur mit einem auf 0.01° C genauen, abgekürzten Quecksilberthermometer festgestellt wurde.

Bei dieser Versuchsanordnung kommt offensichtlich nur ein Teil der die Pflanze treffenden Energie zur Messung; denn ein gewisser Teil der Wärmestrahlung wird von dem zu durchdringenden Glase absorbiert. So stellen die gefundenen Werte unter sich vergleichbare untere Grenzen dar. Der relative Charakter muß aber noch aus einem anderen Grunde betont werden. Die zweite, konstante Lötstelle konnte an den verschiedenen Tagen nicht auf derselben Temperatur gehalten werden, da sich zwischen den beiden Lötstellen häufig Temperaturdifferenzen einstellten, die einen so großen Ausschlag erzeugten, daß die an den Gebrauch der Thermoelemente geknüpften Bedingungen nicht mehr erfüllt waren. Deshalb mußte die Temperatur der zweiten Lötstelle der jeweils herrschenden Außentemperatur angepaßt werden. Sind somit die Größen des Galvanometerausschlags nur an ein und demselben Tage vergleichbar, so sind doch die auf ° C umgerechneten Werte allgemein gültig, sobald die Temperatur der zweiten Lötstelle angegeben ist. Denn aus der Eichung der Elemente ergibt sich für 1 mm Galvanometerausschlag eine Temperaturdifferenz von 0.07° C. Da bei der Ablesung mit Lichtzeiger unter sich nur langsam ändernden Temperaturverhältnissen eine Ablesung auf 0.1 mm genau sehr wohl möglich ist, können die gefundenen Werte Anspruch erheben, auf 0.01° C genau zu sein, wie auch aus Tabelle 2 hervorgeht.

Beobachtungen im direkten Sonnenlichte hatten gezeigt, daß bei wolkenlos klarem Himmel der Zeigerausschlag „fließend“ bleibt, und daß die Markierung von Fixpunkten nicht frei von Willkür-

lichkeit ist. Die Einstrahlung ist inkonstant. Daß die unter diesen Bedingungen gefundenen Größen einen gewissen Grad von Interesse und Wert haben, ist außer Frage. Weil sie aber für die in der vorliegenden Arbeit mitzuteilenden Untersuchungen ohne Belang sind, soll ihre Veröffentlichung einem späteren Zeitpunkte vorbehalten bleiben. Dagegen haben die Versuche im diffusen Sonnenlichte wie bei künstlicher, einseitiger Beleuchtung im verdunkelten Raum Ergebnisse gezeitigt, die einen Einblick in die eingangs aufgeworfene Fragestellung versprechen.

Untersuchungsergebnisse.

Das Untersuchungsobjekt stand im Abstand von 60 cm von einer 100-Watt-Lampe im verdunkelten Raum und wurde ungefähr senkrecht von den Lichtstrahlen getroffen. Da Voruntersuchungen an Blütenblättern eigenartige Temperaturverhältnisse hatten erkennen lassen, wurden zunächst zur Ermittlung der physikalischen Faktoren Messungen an Papieren mit verschiedener Oberfläche ausgeführt. Die Papiere waren in einen kreisförmigen Rahmen eingespannt, um die sonst bei der Bestrahlung einsetzenden Krümmungen zu verhindern. Zur Anwendung kamen:

1. Ein weißes, glattes, aber nicht glänzendes Schreibpapier, im folgenden „Quartpapier“ genannt.
2. Das weiße rauhe Filtrierpapier von SCHLEICHER & SCHÜLL (Weißband Nr. 589).
3. Ein sehr schwach lichtempfindliches photographisches Glanzpapier mit matter Rückseite.
4. Glattes Stanniolpapier.

Aus Gründen der Raumersparnis sei mir gestattet, unter Verzicht auf die tabellarische Zusammenstellung aller Untersuchungsergebnisse sogleich einige Kurvenbilder vorzulegen. Die Abb. 2—5 stellen graphische Arbeitsprotokolle dar: Abszisse ist die Zeit in Min. und Ordinate der Galvanometerausschlag in mm.

In den daraus rechnerisch abgeleiteten Kurven 6 (a—d) bezeichnet die Abszisse den Abstand der Meßstelle vom Objekt und die Ordinate die Temperaturdifferenz gegenüber der Außentemperatur in ^{0}C. T_A ist leider bei der Untersuchung des Photo- und Stanniolpapiers nicht konstant.

Die Versuchsreihen zeigen mit aller Deutlichkeit: Der physikalisch zu erwartende Temperaturabfall der Meßstelle mit wachsender Entfernung ist nachgewiesen. In seiner Größe hängt

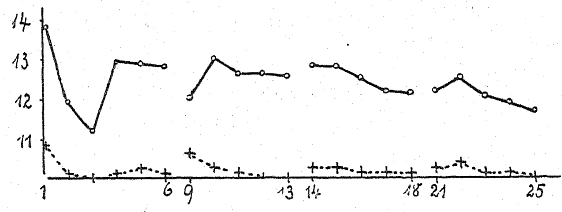


Abb. 2. Quart-Papier.

Messung	Abstand vom Objekt
1— 6	0.0
9—13	0.4
14—18	0.8
21—25	1.2

o———o: T_O +…………+: T_A

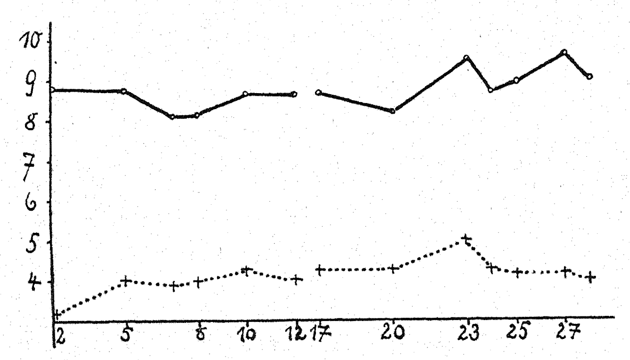


Abb. 3. Filtrier-Papier.

Messung	Abstand vom Objekt
2—12	0.0
17—28	0.5

o———o: T_O +…………+: T_A

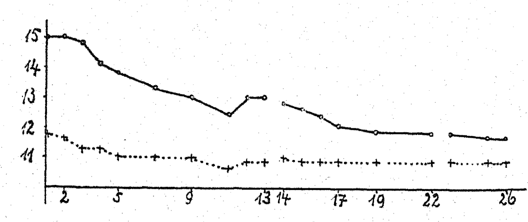


Abb. 4. Photo-Papier.

Messung	Abstand vom Objekt
1—13	0.0
14—22	0.4
23—26	0.9

o———o: T_O +…………+: T_A

er stark von der Oberfläche des Objektes ab. Die Kurven lassen (Abb. 6b und 6d nach Reduktion auf konstante Außentemperatur) einen steiler werdenden Abfall mit der Zunahme der

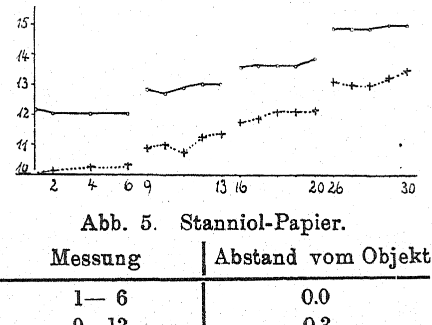


Abb. 5. Stanniol-Papier.

Messung	Abstand vom Objekt
1— 6	0.0
9—13	0.3
16—20	0.6
26—30	1.1

o———o: T_O +··········+: T_A

Reflexion bei den verschiedenen Papierarten erkennen. Dabei verhindert aber noch die stoffliche Verschiedenheit der Papiere einen zahlenmäßigen Vergleich.

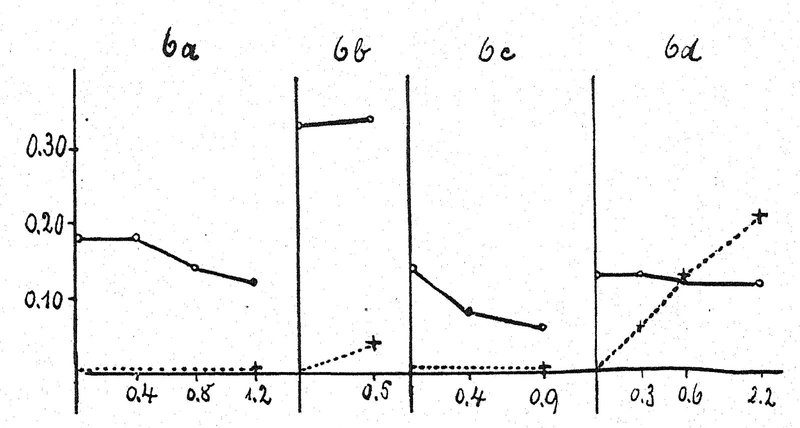


Abb. 6. Abhängigkeit der Temperaturdifferenz T_O—T_A vom Abstand der Meßstelle. 6a: Quart-Papier. 6b: Filtrier-Papier. 6c: Photo-Papier. 6d: Stanniol-Papier.
T_O—T_A: o———o T_A: +··········+

Auch bei der Untersuchung der Blüte von *Vinca minor* wird das Objekt i. a. so orientiert, daß das zu messende Kronblatt senkrecht zum einfallenden Lichte steht. Da hier die Krümmungs-

erscheinungen nicht durch einen Rahmen verhindert werden können, ist es notwendig, nach jeder Versuchsreihe (5—10 Min.) die Nullage der Elemente zu kontrollieren. Abb. 7 gibt eines der zahlreichen Beobachtungsprotokolle, Abb. 8a—8c auf Mittelwerte umgerechnete Beobachtungen wieder.

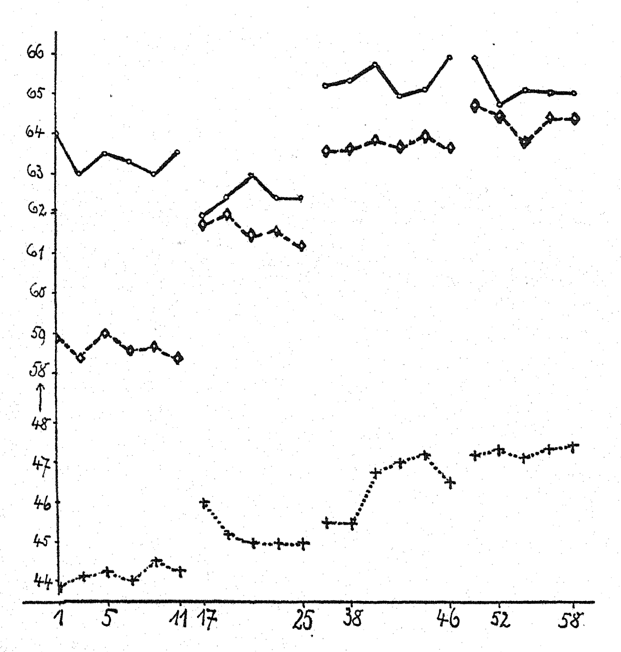


Abb. 7. *Vinca minor*. Einseitige künstliche Beleuchtung.
T_A: +··········+ T_O: o———o T_U: ◇– – –◇
Abszisse: Zeit in Minuten (Pausen nicht maßstäblich.) Ordinate: Galvanometerausschlag in mm.

Messung	Abstand vom Objekt
1—11	0.0
17—25	0.8
36—46	0.0
50—58	0.5

Die Kurven 8a—8c sind durch Auswerten von Beobachtungsprotokollen in der Weise entstanden, daß die Mittelwerte der in vergleichbaren Abständen vom Objekt ausgeführten Versuchsreihen miteinander verbunden sind. Als Blattferne wird ein Abstand des Thermoelementes von über 0.4 mm bezeichnet. Im Verlauf der T_A-Kurve ist der tiefste Wert gleich Null gesetzt. In den

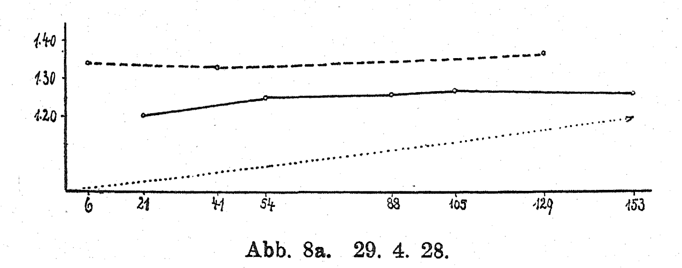


Abb. 8a. 29. 4. 28.

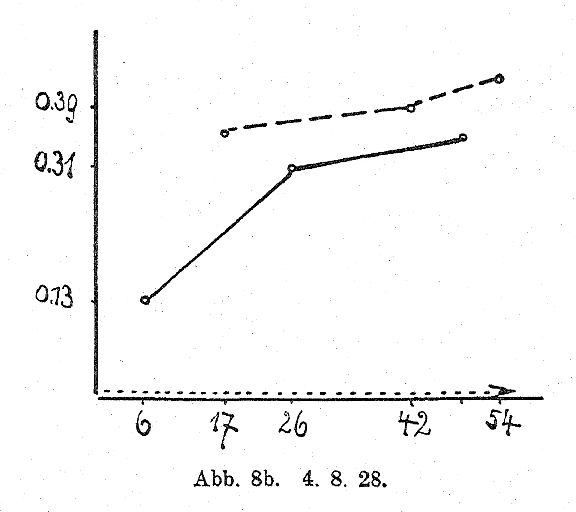


Abb. 8b. 4. 8. 28.

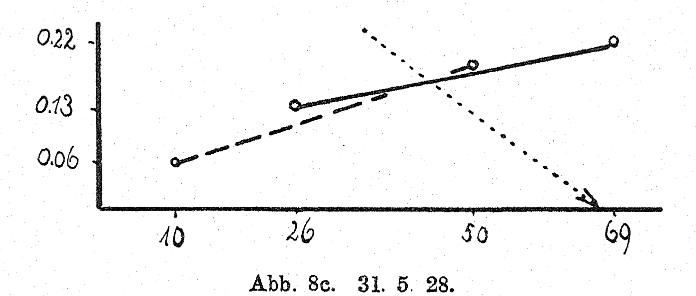


Abb. 8c. 31. 5. 28.

Abb. 8a—8c: *Vinca minor.* Einseitige künstliche Beleuchtung. Abhängigkeit der Temperaturdifferenz $T_O - T_A$ vom Abstand der Meßstelle im Verlauf längerer Beobachtungszeit. Abszisse: Zeit in Minuten. Ordinate: Temperaturdifferenz $T_O - T_A$ in ^{0}C (Mittelwert jeder Versuchsreihe).

– – – –: Blattnähe: 0.0 mm
———: Blattferne: 0.4—0.8 mm (29. 4. 28).
0.4—0.6 mm (31. 5. 28).
0.5—0.6 mm (4. 8. 28).

Messungen vom 29. 4. und 4. 8. liegen die Temperaturen der Blattnähe um rund 0.1° C bzw. 0.05° C höher als die der Blattferne. Dagegen überschneiden sich die Kurven vom 31. 5. Das letzte Kurvenpaar leitet zu Messungen im natürlichen diffusen Lichte über, wie sie in den Abb. 9—10 wiedergegeben sind.

In der folgenden Tabelle sind einige Werte zusammengestellt, $T_O - T_A$ in ° C sowohl wie in %, bezogen auf die jeweilige Außentemperatur.

Tabelle 3.

Abstand der Meßstelle vom Objekt in mm	$T_O - T_A$		T_A	Art der Beleuchtung	Zustand der Blüte
	° C	%	° C		
0.4	0.36	1.8	19.20	Einseitig künstlich bei senkrechtem Lichteinfall	Vor der Messung direktem und diffusem Sonnenlicht ausgesetzt
0.0	0.31	1.6	19.16		
0.6	0.13	0.7	20.04		Zwischen diffuser Beleuchtung durch Sonnenlicht und der Messung liegt 1½ Stunde Gewöhnung an einseitig künstliche Beleuchtung
0.0	0.36	1.8			
0.6	0.31	1.5			
0.0	0.39	1.9			
0.5	0.35	1.7			
0.0	0.43	2.2			
0.0	1.34	6.1	21.99		Die frisch entfaltete Blüte war vor der Messung 3 Stunden diffuser Sonnenbeleuchtung ausgesetzt
0.8	1.20	5.4	22.06		
0.0	1.33	6.0	22.15		
0.5	1.25	5.6	22.21		
0.4	1.26	5.7	21.97		
0.8	1.26	5.8	22.00		
0.0	1.37	6.2	22.04		
0.4	1.26	5.7	22.16		
0.7	2.01	9.9	20.32	Diffuses Sonnenlicht bei senkrechtem Einfall	Vor der Messung hatte die Blüte direktes Sonnenlicht empfangen
0.0	1.58	7.9	20.00		
0.6	1.61	8.1	19.86		
0.2	1.23	6.2	19.87		
1.2	1.29	5.9	19.79		
0.3	0.97	4.9	19.62		
1.2	1.07	5.5	19.49		
0.6	0.91	4.7	19.51		
0.0	0.15	0.6	23.96	Diffuses Sonnenlicht bei Einfall unter 40° C	Die frisch entfaltete Blüte erhielt das erste Licht
0.5	0.18	0.8	23.37		
0.0	0.06	0.3	22.55		
0.8	0.09	0.4	22.09		

Die Prozent-Werte zeigen dasselbe Bild, wie die Werte in ° C; eine eventuell durch die Inkonstanz der Außentemperatur bedingte Zufälligkeit liegt nicht vor. Offenbar sind die großen Unterschiede

der Temperaturerhöhung in den einzelnen Versuchsreihen in Beziehung zum Zustand und der Vorbehandlung der Blüte zu setzen. Als Grenzwerte der oberseitigen Blütenblattemperaturen dieser

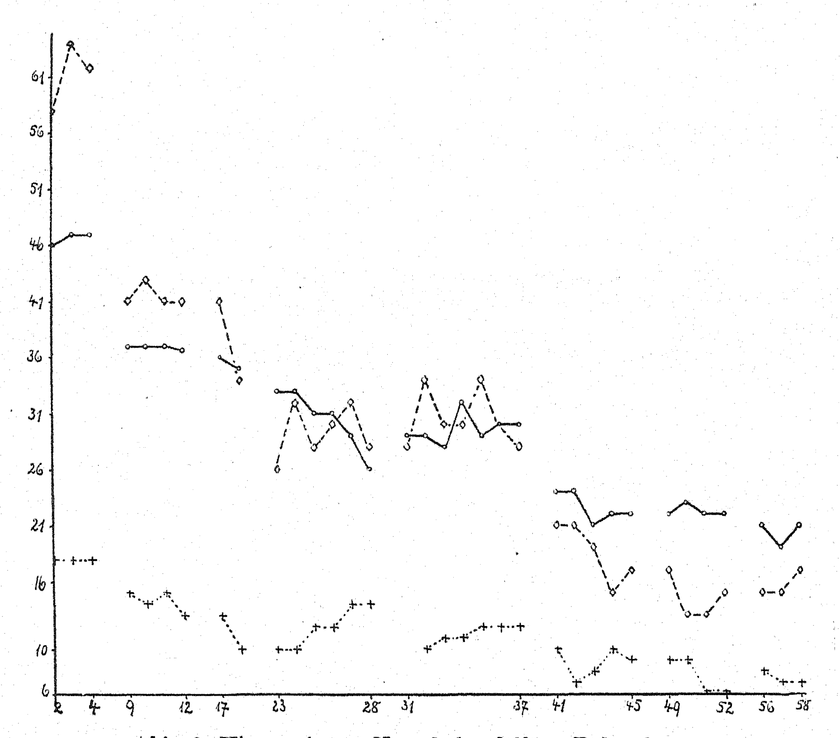


Abb. 9. *Vinca minor.* Natürliche diffuse Beleuchtung.

Abszisse: Zeit in Minuten (Pausen nicht maßstäblich). Ordinate: Galvanometerausschlag in mm.

+··········+: T_A o———o: T_O ◇— — —◇: T_U

Messung	Abstand vom Objekt
2— 4	0.7
9—12	0.0
17—18	0.6
23—28	0.2
31—37	1.2
41—45	0.3
49—52	1.2
56—58	0.6

Versuche ergeben sich: 2° C über der Außentemperatur bei diffusem Sonnenlicht nach kurz vorher erfolgter direkter Bestrahlung und 0.06° C über T_A bei einer soeben entfalteten Blüte in diffuser, schräg

unter 40° C einfallender Sonnenbestrahlung. Dabei muß betont werden, daß es sich nur um zufällig erfaßte Größen handelt und die Kurven eine „Nachwirkung“ widerspiegeln. Die Temperaturverhältnisse im stationären Zustand, welcher nur unter künstlichen Beleuchtungsbedingungen innegehalten werden kann, zeigen ein Sich-Nähern der drei Temperaturen (T_A, T_O, T_U).

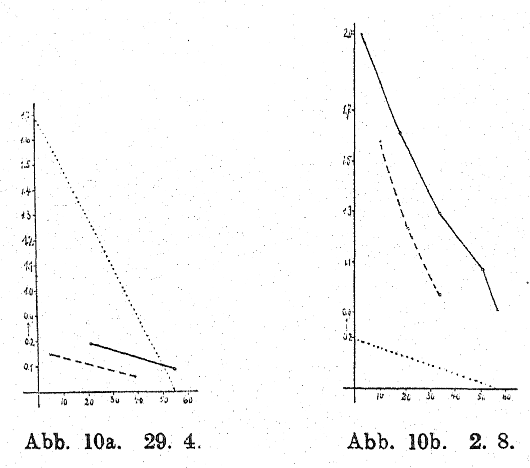


Abb. 10a. 29. 4. Abb. 10b. 2. 8.

Abb. 10a u. 10b. *Vinca minor.* **Natürliche diffuse Beleuchtung. Abhängigkeit der Temperaturdifferenz $T_O - T_A$ vom Abstande der Meßstelle im Verlauf längerer Beobachtungszeit. Abszisse: Zeit in Minuten. Ordinate: $T_O - T_A$ in ° C (Mittelwerte je einer Beobachtungsreihe).**

Blattnähe: 0.0; 0.2; 0.3 mm (29. 4.)
„ 0.0; 0.0 mm (2. 8.)
Blattferne: 0.7; 0.6; 1.2; 1.2; 0.6 mm (29. 4.)
„ 0.5; 0.8 mm (2. 8)

Die Kurve der Blattferne liegt um rund 0.3° C bzw. 0.07° C über derjenigen der Blattnähe.

Die Diskussion der Kurven für „Blattnähe“ und „Blattferne“ ist zweckmäßig bis zum Vorhandensein weiterer Messungen am lebenden Blatt und am Modell zurückzustellen. Spielen doch außer Fragen der Oberflächengestaltung ohne Zweifel solche der Atmung und der Transpiration — auch wenn sie nur kutikular ist — eine nicht zu vernachlässigende Rolle.

In Abb. 11 ist die Höhe der Reflexion (in % der Außentemperatur) vom Abstande der Meßstelle vom Objekt (in mm) wiedergegeben bei der natürlich diffus beleuchteten Blüte von *Vinca minor* (o——o) und dem einseitig künstlich beleuchteten Quartpapier (o– – –o).

Hier tritt ganz deutlich der grundverschiedene Charakter der Kurvenzüge hervor.

Die *Vinca*-Kurve besitzt in der Blattnähe eine Tiefstelle und in einem gewissen Abstande vom Blatt einen ausgeprägten Anstieg, dem schnell ein Abfall folgt.

Modellversuche sollen Aufschluß über mögliche Zusammenhänge mit der Verdunstung erbringen.

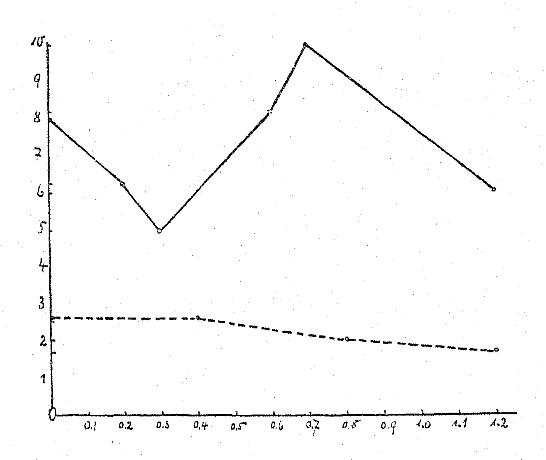


Abb. 11. Abhängigkeit der Höhe der Reflexion (in % der Außentemperatur) vom Abstand der Meßstelle vom Objekt.

o———o: *Vinca minor* o— — —o: **Quart-Papier.**

In bezug auf die Temperatur der Unterseite sind folgende Beobachtungen zu machen:

1. In 10 Versuchsreihen war $T_U > T_A$ und nur in zwei Fällen, von denen sich je einer in den Gruppen „einseitig künstlich" und „natürlich diffus" beleuchtet findet, erwies sich $T_U < T_A$.
2. Im allgemeinen ist der Kurvenverlauf der Mittelwerte von T_U entsprechend der T_A-Kurve.
3. Geht der Messung im künstlichen Lichte eine Zeit direkter oder stark diffuser Sonnenbestrahlung voraus, so ist zunächst $T_U > T_O$, um dann dem „Gleichgewicht" $T_U < T_O$ zuzustreben, welches im allgemeinen im einseitigen künstlichen Lichte herrscht. Diese Nachwirkungen sind im Schneiden der T_U- und T_O-Kurven erkennbar.

4. Zusammenhänge zwischen T_U- und T_O-Werten scheinen zu bestehen, wenngleich ihre Formulierung z. Z. noch nicht möglich ist. Es hat den Anschein, als ob von hier aus nicht nur der Frage der Diathermansie, sondern auch derjenigen der Eigenwärme und der Transpiration des Blütenblattes näherzukommen sei. —

Die Untersuchungen werden auf breiter Basis fortgesetzt.

Der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft, welche das MOLLsche Galvanometer zur Verfügung stellte, sage ich meinen verbindlichsten Dank.

---

69. Heinz Potthoff: Zur Phylogenie und Entwicklungsgeschichte der Conjugaten.

(Mit 1 Abbildung im Text)

(Eingegangen am 5. Dezember 1928. Vorgetragen in der Dezembersitzung.)

Sind auch die Conjugaten, wie OLTMANNS sagt, phylogenetische Schmerzenskinder, insofern sie sich nur schwer, da Bindeglieder fehlen, in das System der übrigen Algen einordnen lassen, so ist doch innerhalb der Conjugatengruppe die Stammesgeschichte dieser Algen durch so auffällige Merkmale gekennzeichnet, daß man von einem phylogenetischen Schulbeispiel sprechen könnte.

Als primitivste Conjugate hat nach den bisherigen Untersuchungen wohl *Spirotaenia* zu gelten[1]). Die Membran der vegetativen Zellen von *Spirotaenia condensata* besteht nur aus einer dünnen Gallerthülle, die von einem dicken, mehrschichtigen Gallertmantel wiederum umschlossen wird. Nach der Art der Zellumhüllung könnte man *Spirotaenia* mit den Ruhezuständen (Palmellen) der Flagellaten oder niederen Chlorophyceen vergleichen. Die Chromatophoren, meist in Zweizahl vorhanden, mit zahlreichen Pyrenoiden versehen, ähneln den schraubig gewundenen Chloroplasten von *Spirogyra*, nur sind sie bei *Spirotaenia* derber, breiter und im Gegensatz zur Rechtsschraube von *Spirogyra* linksgewunden. Bei der Kopulation wird kein Kopulationskanal gebildet. Die Membran löst sich auf, und die nackten Protoplasten verschmelzen miteinander. In den mit einer eigenartigen Hülle versehenen Zygoten, die stets in Zweizahl entstehen, — vor der Kopulation teilen sich die Zellen, und die Tochterzellen kopulieren paarweise — geht der eine Chloroplast im Laufe der Ruhezeit der Zygote zugrunde. Erst nach der Ruheperiode vereinigen sich die Kerne. Kurz nach der Verschmelzung erfolgt die Reduktionsteilung. Parallel mit dieser Kernteilung verläuft die erste Zellteilung. Hier besteht ein Unterschied zwischen *Spirotaenia* und der ebenfalls zu der Gruppe der Mesotaeniaceen gehörenden *Cylindrocystis*, in deren Zygote nach KAUFFMANN[2]) zunächst freie Kernbildung auftritt ohne unmittelbar darauf folgende Zellteilung. Man wird wohl deshalb *Cylindrocystis* als höher ent-

1) Eine ausführliche Arbeit über *Spirotaenia condensata* folgt.

2) KAUFFMANN, H., Über den Entwicklungsgang von *Cylindrocystis*. Zeitschr. f. Botanik 6, 1914.

wickelte Form ansprechen müssen, insbesondere, da auch die Zellhaut dieser Alge schon die typische Starrheit der Pflanzenzellmembran angenommen hat.

Auf die Reduktionsteilung folgt bei *Spirotaenia condensata* die Äquationsteilung und nochmalige Zellteilung. Die vier Keimlinge sprengen die Membran und wachsen wiederum zur normalen Zellgröße heran[1]).

Abbildung IA zeigt den eben geschilderten Entwicklungsgang von *Spirotaenia condensata*. Daneben veranschaulichen die Abbildungen IB und IC den Gang der weiteren Entwicklung von den Mesotaeniaceen, als deren Angehöriger *Spirotaenia* gilt, aufwärts zu den Desmidiaceen[2]).

Netrium Digitus[3]), als Beispiel dieser formenreichen Gruppe der Conjugaten genommen, zeigt schon höhere Merkmale der Entwicklung als *Spirotaenia* und *Cylindrocystis*. Man kann diese Alge als Bindeglied zwischen den Mesotaeniaceen und den höher entwickelten Desmidiaceen vor allem im Hinblick auf die Ausbildung der Zellhaut betrachten. Die Membran ist starr wie bei *Cylindrocystis*, hat aber schon eine weitere Ausgestaltung erfahren. Sie zerfällt in zwei nur noch in begrenztem Maße wachstumsfähige Hälften und eine dazwischenliegende Wachstumszone. Hier ist die Entwicklung angedeutet, die später bei den übrigen Desmidiaceen ihren Höhepunkt erreicht, indem nämlich die Wachstumsfähigkeit der stark verdickten Zellhaut in den beiden Membranhälften vollkommen erlischt und nur noch die Zone zwischen den beiden Zellhälften wachstumsfähig bleibt.

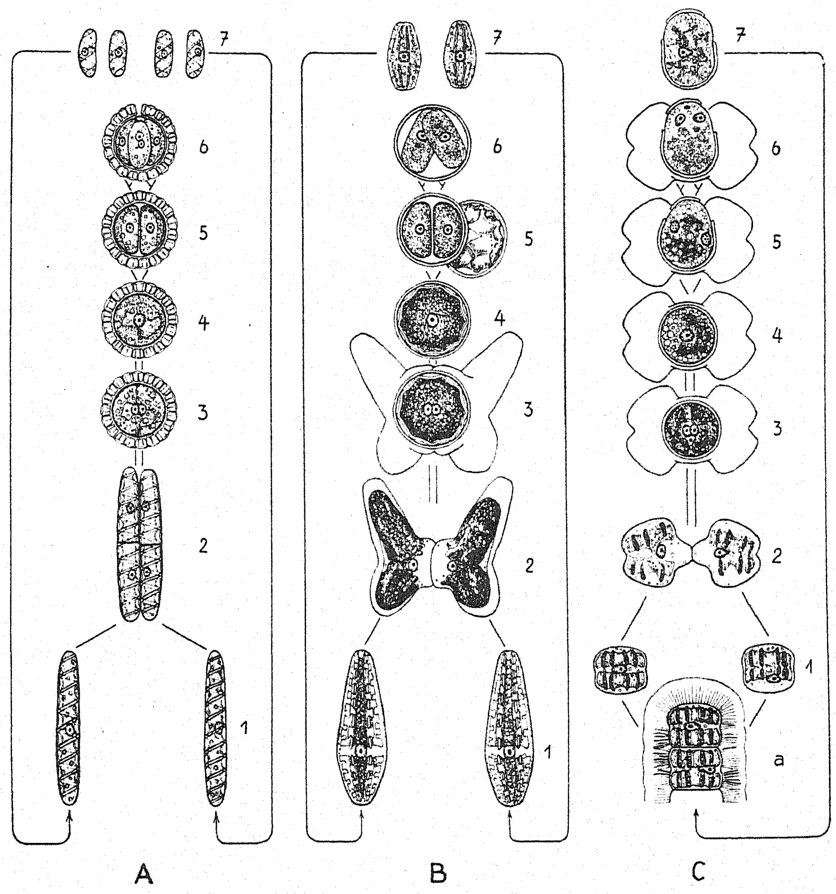
Zur Kopulation legen sich die Zellen von *Netrium Digitus* aneinander, woraufhin an der Berührungsstelle Kopulationsfortsätze gebildet werden, durch deren Wachstum die Zellen um ein Geringes auseinandergeschoben werden. Schließlich verschmelzen die Fortsätze durch Auflösung der Trennungswand zu dem blasenförmig aufgetriebenen Kopulationskanal, in den die Protoplasten der beiden Gameten hineinwandern. Während der Kopulation bleiben die Protoplasten der Gameten ständig in Berührung mit den Wandungen

1) Nach PASCHER entstehen in der Zygote von *Spirotaenia condensata* 2 Keimlinge. Ich habe zahlreiche Keimungen lebend beobachtet und auch zytologisch untersucht. Meist waren 4, selten 3 Keimlinge vorhanden. Wie die auffällige Verschiedenheit der Untersuchungsergebnisse zustande kommt, kann ich mir nicht erklären. Vielleicht haben PASCHER Parthenosporen vorgelegen.

2) Ich folge der Einteilung von OLTMANNS.

3) Eine ausführliche Arbeit über *Netrium Digitus* erscheint demnächst.

des Kopulationskanals. Nach der Bildung der Zygote kann man in dem optisch leer erscheinenden Kanal, sowie in den anscheinend leeren Zellhäuten Gallerte nachweisen. Die nackten Gameten bewegen sich allem Anschein nach wie die vegetativen Zellen durch den



Schema des Entwicklungsganges der Conjugaten.
(Erklärung siehe S. 673.)

Rückstoß ausgeschiedener Gallertmassen vorwärts. Die Kernverschmelzung erfolgt in der Zygote von *Netrium Digitus* wie bei *Spirotaenia* nach der Ruheperiode. Durch zweimalige Kernteilung entstehen daraufhin vier Kerne, zwei große und zwei kleine. Es werden aber nur zwei Keimlinge gebildet, von denen jeder je einen großen lebensfähigen und einen kleinen, schon bald degenerierenden Kern erhält. Hier bei *Netrium Digitus* ist wie bei *Closterium* und

Cosmarium die Zahl der Keimlinge auf zwei vermindert[1]). Nach der Sprengung der beiden Zygotenmembranen bleiben die Keimlinge noch eine Zeitlang von einer Hülle umgeben, die erst bei der Keimung kurz vor dem Verlassen der Zygotenmembranen gebildet wurde. Diese Membran ist im Gegensatz zu der in Falten gelegten inneren Zygotenmembran glattwandig. Die Keimlinge sprengen, indem sie sich strecken, schließlich auch diese Hülle und wachsen zu der normalen Größe der vegetativen Zelle heran.

Die Zweizahl der Keimung, wie wir sie bei *Netrium*, *Closterium* und *Cosmarium* antreffen, galt früher als ein Merkmal der Desmidiaceengruppe. OLTMANNS (1922) schreibt in seinem bekannten Algenwerk: „Aus DE BARYs und MILLARDETs Angaben geht hervor, daß alle genauer untersuchten Desmidiaceen — in der von uns angenommenen Umgrenzung[2]) — zwei Keimlinge aus der Zygote liefern, und darin wird man — neben der Zweischaligkeit — eins der besten Merkmale der Desmidiaceen sehen dürfen."

Inzwischen wurde die Zellketten bildende Desmidiacee *Hyalotheca dissiliens* Bréb. eingehend untersucht, und es wurde dabei festgestellt, daß diese Alge nicht zwei Keimlinge aus der Zygote entläßt, wie die bisher untersuchten Arten der Desmidiaceen, sondern nur einen Keimling ausbildet[3]).

Die Zelle von *Hyalotheca* hat kurzzylindrische Gestalt mit einer leichten Einkerbung in der Mitte. Die Chromatophoren — meist sind zwei in einer Zelle vorhanden — bestehen aus einem zylindrischen oder kugeligen Mittelteil, von dem zahlreiche (8) Flügel ausgehen. Ein oder zwei große Pyrenoide liegen im mittleren Teil, zahlreiche kleinere in den Flügeln.

Im Hinblick auf die Zellhaut mit *Netrium Digitus* verglichen ist die Differenzierung der Membran bei *Hyalotheca* weiter fortgeschritten. Bei *Netrium Digitus* vermag die Zelle in den beiden

---

1) KLEBAHNs Angaben über die Zygotenkeimung von *Closterium* und *Cosmarium* aus dem Jahre 1891 (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 22, 415 - 443) werden hierdurch für *Netrium Digitus* bestätigt.

2) OLTMANNS rechnet *Gonatozygon* und *Genicularia* zu den Zygnemaceen im Gegensatz zu DE BARY, der diese beiden Gattungen den Desmidiaceen zuteilt. Die Gattungen *Mesotaenium*, *Cylindrocystis* und *Spirotaenia*, von DE BARY u. a. ebenfalls den Desmidiaceen angeschlossen, spaltet OLTMANNS bekanntlich zur neuen Gruppe der Mesotaeniaceen ab.

3) POTTHOFF, HEINZ, Beiträge zur Kenntnis der Conjugaten. I. Untersuchungen über die Desmidiacee *Hyalotheca dissiliens* Bréb. forma *minor*. Planta, Archiv für wissenschaftliche Botanik, 1927, Bd. IV, S. 261—283.

Membranhälften, wenn auch keinen funktionsfähigen Kopulationsfortsatz, so doch wenigstens eine kleine Kopulationspapille zu bilden — bei *Hyalotheca* ist die Membran in beiden Hälften so stark verdickt, daß hierzu keine Möglichkeit mehr vorhanden ist. Kopulationsfortsätze werden bei *Hyalotheca* ausschließlich in der Zone zwischen den beiden Membranhälften gebildet. Wie bei den meisten übrigen Desmidiaceen erfolgt ein Wachstum der Zellhaut nur noch an dieser Stelle[1]).

Zur Zeit der Kopulation verankert sich der von einer dicken Gallerthülle umgebene Faden von *Hyalotheca* wahrscheinlich mittels verquellender Gallerte mit dem Substrat und zerfällt dann in seine Einzelzellen. Jedoch bleiben die Zellen und auch die entstehenden Zygoten durch Gallerte miteinander verbunden, so daß nach der Kopulation ein Gallertfaden, der an Länge und Dicke den ursprünglichen Zellfaden beträchtlich übertrifft, die verstreuten vegetativen Zellen, die nicht zur Kopulation gelangten, und die Zygoten umschließt. Durch die Verankerung dieses Fadens wird ein Absinken der Zygoten auf den Grund des Tümpels vermieden. Bezeichnend ist, daß bei Keimungsversuchen nur die in flachen Schalen aufbewahrten Zygoten zur Keimung gelangten. Auf dem Boden von tiefen Kristallisierschalen liegende Zygoten keimten nicht.

Die kopulierenden Zellen von *Hyalotheca* bilden derbwandige Kopulationsfortsätze aus, die an der Berührungsstelle zu dem blasig aufgetriebenen Kopulationskanal verschmelzen. In der Mitte des Kanals treffen in der Regel die beiden Protoplasten der Gameten zusammen und verschmelzen zu der Zygote, die außer von ihren drei Membranen noch von dem Kopulationskanal und den Gametenzellhäuten umhüllt wird. Etwa einen Monat nach der Kopulation verfärbt sich der Chloroplast des einen Gameten in der Zygote und verschwindet schließlich vollständig. Wie bei *Spirotaenia* und *Netrium*, sowie bei *Closterium* und *Cosmarium* erfolgt die Vereinigung der Kerne erst nach der Ruheperiode, die unter günstigen Bedingungen etwa zwei Monate dauert. Unmittelbar nach der Kernverschmelzung sprengt der Keimling die Zygotenmembran. Sein

1) LOWIG behauptet in seinem Referat im Botanischen Centralblatt, ich (d. Verf.) stelle der zytologischen Befunde wegen *Hyalotheca dissiliens* zu den Desmidiaceen. *Hyalotheca* gehört der Zweischaligkeit der Membran wegen unbestritten zu den Desmidiaceen. LOWIG hat meine Ausführungen anscheinend nicht verstanden, viel Wesentliches meiner Arbeit fortgelassen und anderes falsch wiedergegeben. Das Referat wäre besser nicht geschrieben. Es gibt ein vollkommen falsches Bild von den Ergebnissen der *Hyalotheca*-Arbeit.

Kern teilt sich (Reduktionsteilung, Diplophase, 30 Chromosomen), die Tochterkerne schreiten ebenfalls zur Teilung (Äquationsteilung, Haplophase, 15 Chromosomen), und so entstehen vier Kerne, und zwar auffälligerweise zwei große und zwei kleine wie bei *Netrium*, ein bemerkenswerter Unterschied von den Zygnemaceen und das bis jetzt einzige bekannte Beispiel in der Phylogenie dafür, daß in der Ausgestaltung nicht nur in der Zahl der Kerne frühere Entwicklungsperioden in die Erscheinung treten.

Hyalotheca dissiliens vermindert, wie oben erwähnt, die Zahl der Keimlinge weiter. Es gehen nicht zwei Keimlinge wie bei *Netrium*, *Closterium* und *Cosmarium* aus der Zygote hervor, sondern nur ein Keimling, der schon kurz nach der Keimung die Größe der vegetativen Zellen erreicht, verläßt die Zygote. Drei Kerne, erst die beiden kleinen und dann auch der eine große Kern, gehen im Keimling zugrunde. Die Ausbildung eines zweiten großen Kernes läßt sich nur so erklären, daß dieser Kern ursprünglich einem zweiten, jetzt unterdrückten Keimling angehörte. *Hyalotheca* hat demnach ihre Entwicklung über Formen genommen, die wie *Netrium*, *Closterium* und *Cosmarium* zwei Keimlinge in der Zygote ausbildeten. So führt eine aufsteigende phylogenetische Reihe von den Mesotaeniaceen über die einzelligen Desmidiaceen *Netrium* u. a. zu der fadenbildenden *Hyalotheca dissiliens* forma *minor*. Die Zygnemaceen, die dritte Gruppe innerhalb der Conjugaten, erreicht im Hinblick auf die Verminderung der Keimlingszahl die gleiche Stufe der Entwicklung wie die Desmidiacee *Hyalotheca dissiliens*. Auch hier verläßt nur ein Keimling die Zygote, aber die Entwicklung geschieht allem Anschein nach — bisher sind keine Zwischenstufen bekannt — in einem Sprunge von der Vierzahl zur Einzahl der Keimlinge.

Untersuchungen über die Geschlechtsverhältnisse von *Spirotaenia condensata* und *Netrium Digitus* sind noch im Gange. Für *Hyalotheca* wurde bereits Haplomonözie nachgewiesen. Bezeichnend für den Entwicklungsrhythmus dieser Alge ist es, daß schon die Zellen eines achtzelligen Keimlings wiederum zu kopulieren vermochten[1]).

---

1) LOWIG nimmt in seinem oben erwähnten Referat überhaupt keine Notiz von meinen Untersuchungen über die Geschlechtsverhältnisse von *Hyalotheca*.

Erklärung des Entwicklungsganges der Conjugaten.

(Schema siehe S. 669.)

Spirotaenia condensata (A), *Netrium Digitus* (B) und *Hyalotheca dissiliens* Bréb. forma *minor* (C) nach meinen Untersuchungen, Lebendbeobachtungen und zytologischen Studien, in aufsteigender phylogenetischer Reihe (von links nach rechts) zusammengestellt. Die Zygotenkeimung war bei keiner der drei Conjugaten bekannt.

A 1. Vegetative Zelle von *Spirotaenia condensata.*

A 2. Kopulierende Zellen nach der Zellteilung, kurz vor der Kopulation.

A 3. Zygote mit zwei Kernen und zwei Chromatophoren zu Beginn der Ruheperiode. Die beiden Chromatophoren im Schnitt.

A 4. Zygote nach der Ruhezeit mit einem Chromatophor und dem Verschmelzungskern.

A 5. Zygote nach der Reduktionsteilung, außen am Rande der beiden Keimlinge die beiden Chloroplasten.

A 6. Die vier Keimlinge parallel gelagert in der Zygotenmembran.

A 7. Die vier Keimlinge nach dem Verlassen der Membran.

B 1. Vegetative Zellen von *Netrium Digitus.*

B 2. Kopulierende Zellen.

B 3. Zygote mit ihren beiden Membranen im Kopulationskanal. In den Falten zwischen innerer und äußerer Zygotenhaut ist Gallerte abgelagert.

B 4. Zygote nach der Ruheperiode mit Verschmelzungskern.

B 5. Keimzelle nach der ersten Kern- und Zellteilung aus den beiden Zygotenmembranen geschlüpft.

B 6. Die beiden Keimlinge nach der zweiten Kernteilung. In jeder Zelle je ein großer und ein kleiner Kern.

B 7. Die beiden Keimlinge nach dem Schwinden der kleinen Kerne außerhalb der Keimhülle.

C α. Vegetativer Faden von *Hyalotheca dissiliens.* (Ich habe den Faden an dieser Stelle hinzugefügt, um die Haplomonözie von *Hyalotheca* anzudeuten.)

C 1. Zellen vor der Kopulation aus dem Fadenverband gelöst.

C 2. Kopulierende Zellen. Die Protoplasten der beiden Gameten lösen sich im Gegensatz zu *Netrium Digitus* erst nach Vollendung des Kopulationskanals von der Wandung los.

C 3. Zygote mit zwei Kernen und zwei Chromatophoren im Kopulationskanal.

C 4. Zygote nach der Ruheperiode mit Verschmelzungskern und dem einen übriggebliebenen Chromatophor.

C 5. Keimling nach der Reduktionsteilung des Verschmelzungskerns.

C 6. Keimling nach der Äquationsteilung. Zwei kleine und zwei große Kerne sind wie bei *Netrium Digitus* ausgebildet.

C 7. Ausgewachsene Keimzelle. Die beiden kleinen und der eine große Kern sind verschwunden. Das Chromatophor hat sich geteilt.

70. Rudolf Mansfeld: Beitrag zur Morphologie des Euphorbia-Cyathiums.

(Mit 1 Abbildung im Text.)

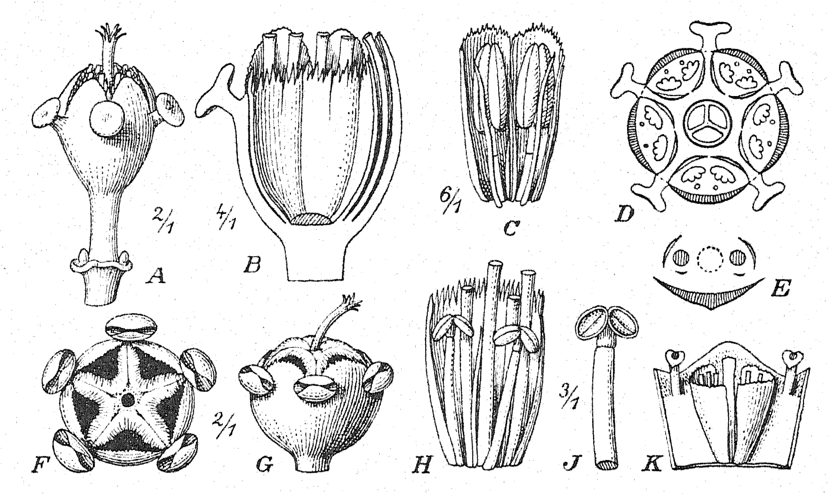
(Eingegangen am 7. Dezember 1928. Vorgetragen in der Dezembersitzung.)

Unter den von G. TESSMANN 1923/24 in Ost-Peru gesammelten Pflanzen befindet sich eine *Euphorbia*, die sich als neu erwies [*E. Tessmannii* Mansf.[1]) — Oberer Marañon, Mündung des Santiago, G. TESSMANN n. 4071] und durch den eigentümlichen Bau der Cyathien ausgezeichnet ist. Es handelt sich um einen 3 m hohen Baum mit etwa 30 cm langen und 8 cm breiten Blättern. Die Cyathien sind etwa 5 mm lang und tragen gestielte schildförmige Drüsen ohne petaloides Anhängsel. Im Innern des fünflappigen Involukrums stehen zehn männliche Blüten, die zu je zweien den Involukrallappen opponiert sind. Sehr auffällig ist nun, daß jedes der Blütenpaare nach innen zu umschlossen wird von einer derben Membran, die mit ihren Seitenrändern denen des zugehörigen Involukralblattes angewachsen ist und sich bogenförmig in das Innere des Cyathiums vorwölbt. Diese Membranen sind ebenso hoch wie das Involukrum, ihr freier oberer Rand ist etwas zerschlitzt und zeigt in der Mitte einen kurzen Spalt. Es werden auf diese Weise fünf periphere Kammern gebildet; in jeder finden sich außer den beiden ♂ Blüten noch zwei vor diesen stehende fadenförmige Gebilde (Fig. A—D). Die ♀ Blüte im freien Zentralraum zeigt nichts besonderes.

Die Art gehört nach allen sonstigen Merkmalen zu den *Laurifoliae* der Sektion *Tithymalus* Boiss. Unter deren Arten ist ihr die mexikanische *E. elata* Brandegee am ähnlichsten. BRANDEGEE macht über den inneren Bau der Cyathien dieser Art keine Angaben; ich fand an dem im Dahlemer Herbar vorhandenen Exemplar (leg. PURPUS, sine n.) dieselbe Kammerbildung wie bei der Pflanze TESSMANNs. Es steht aber hier eine größere Anzahl von ♂ Blüten in jeder Kammer; die Kammern sind größer, so daß sie sich berühren und gegenseitig abplatten. Von oben gesehen erscheinen die Cyathien dadurch in fünf wabenartige Abteilungen zerlegt, was man schon ohne Analysieren der Cyathien erkennen kann, weil sie bedeutend größer sind als die von *E. Tessmannii* (Fig. F—G).

1) Die Beschreibung wird im Notizbl. des Bot. Gartens und Museums Berlin-Dahlem veröffentlicht.

Ich habe daraufhin alle übrigen mir zugänglichen Arten der Gruppe untersucht (das Areal der *Laurifoliae* erstreckt sich von Mexiko bis Peru mit Einschluß von Westindien; Herr Geheimrat URBAN überließ mir gütigst sein reiches Material der westindischen Arten). Es war aber bei keiner eine entsprechende Bildung zu finden. Nur bei der andinen *E. cestrifolia* Kunth hat es den Anschein, als seien ebenfalls scharf gesonderte Gruppen von ♂ Blüten vorhanden und von (sehr weit zerschlitzten) Membranen



A—E = *Euphorbia Tessmannii*: A = Cyathium, B = Cyathium im Längsschnitt, ♀ Blüte entfernt, C = ♂ Teilinfloreszenz von außen nach Wegnahme des Involukralblattes, D = Diagramm des Cyathiums, E = Diagramm einer Teilinfloreszenz; F—J = *Euphorbia elata*: F = Cyathium von oben, G = von der Seite, H = wie bei C, J = ♂ Blüte; K = *Euphorbia paucifolia*, Stück des ausgebreiteten Involukrums von innen mit einer ♂ Teilinfloreszenz, reproduziert aus BOISSIER, Icon. Euph. Taf. 112.

umgeben. Ich konnte jedoch nur stark verblühte Cyathien untersuchen, aus denen sich kein klares Bild gewinnen ließ. Auch KUNTH hat nur mangelhaftes Material gesehen.

Bezüglich der morphologischen Deutung der Membranen möchte ich vorausschicken, daß man jetzt zwar allgemein das Cyathium als Blütenstand auffaßt, daß sich aber in der Literatur noch kleine Abweichungen in der Beurteilung der männlichen Teilblütenstände finden. H. SCHMIDT (ich berücksichtige hier nur die wichtigsten neueren Arbeiten) ist auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen zu der Ansicht gekommen, der in der Achsel jedes Involukralblattes stehende Teilblütenstand sei ein Dichasium mit monochasialer Fortsetzung der beiden Seitenzweige;

JULIA HABER hat aus dem Gefäßbündelverlauf dieselbe Vorstellung gewonnen, während MICHAELIS für die ältere, auf WYDLER zurückgehende Auffassung eintritt, daß einfache Wickel vorliegen. Die in unregelmäßiger Anordnung zwischen den ♂ Blüten stehenden trichomartigen Gebilde, die bei verschiedenen Arten verschieden gestaltet, gewöhnlich vielfältig zerschlitzt und zerteilt sind, haben in der älteren Literatur sehr mannigfache Deutungen erfahren, bis sich schließlich die bei Annahme der Blütenstandstheorie naheliegende Vermutung durchsetzte, daß es sich um Reste der Brakteen der ♂ Blüten handele. H. SCHMIDT brachte zuerst Beweise für die Brakteennatur bei, er glaubte aber, die „Schuppen", wie er mit einem allgemeineren Ausdruck sagt, seien nicht bei allen Arten gleichwertig; jedenfalls seien bei einigen Arten Wucherungen der Kommissuren der Involukralblätter mit an der Bildung der Schuppen beteiligt. J. HABER hat das zugunsten der einheitlichen Deutung als Brakteen zurückgewiesen. Nur bei den beiden Arten der australischen Sektion *Calycopeplus* Boiss. ist nie das Vorkommen von Brakteen im Involukrum bestritten worden, selbst von den Autoren nicht, die das Cyathium als Blüte betrachteten (was sie dazu zwang, die Sektion als eigene Gattung in eine andere Gruppe der Familie zu stellen). Es wird nämlich z. B. bei *E. paucifolia* Kl. jede der ♂ Blütengruppen von zwei breit blattartigen Organen umhüllt, die zu beiden Seiten der Gruppe stehen; auch im Innern der Gruppe können noch einige, bedeutend schmalere, bandartige Blättchen auftreten (Fig. K). Hat man hier die Brakteennatur wegen der blattartigen Ausbildung nicht bezweifelt, so stützt sich die Deutung zerschlitzter „Schuppen" als Brakteen darauf, daß deutlich jede einer einzelnen ♂ Blüte zugeordnet ist. H. SCHMIDT gibt das für junge Stadien von *E. canariensis* an, J. HABER für *E. clusiifolia* Hook. et Arnh. (Hawai). Bei dieser letzten Art ist im Gegensatz zu *E. canariensis*, wo die Anordnung in älteren Stadien völlig unregelmäßig wird, die Zusammengehörigkeit je einer Schuppe und einer Blüte auch noch im ausgebildeten Cyathium zu erkennen, nur wenig gestört durch Verwachsungen der Brakteen untereinander.

Was nun *E. Tessmannii* anbelangt, so scheint mir nach dem Gesagten zweifellos, daß hier ebenfalls blattartige Ausbildung der Brakteen der beiden ♂ Blüten vorliegt, nur sind die Brakteen nicht frei, wie bei *E. paucifolia,* sondern sie sind an den inneren Rändern miteinander, an den äußeren Rändern mit denen des zugehörigen Involukralblattes verwachsen. Die Symmetrie innerhalb jedes Blütenpaares macht es sehr wahrscheinlich, daß die beiden Blüten den

Seitenblüten eines einfachen Dichariums mit nicht ausgebildeter Endblüte entsprechen (ebenso einfache Teilinfloreszenzen sind nach J. HABER bei *E. hirsuta* [Torr.] Wieg. vorhanden). Die beiden fadenförmigen Gebilde in jeder Kammer dürften den beiden Vorblättern der nicht entwickelten monochasialen Fortsetzungen entsprechen (Fig. E). Für *E. elata* ist dasselbe anzunehmen, nur enthält hier jede Teilinfloreszenz eine größere Anzahl von Blüten, über deren Stellung sich nach dem Herbarmaterial nichts weiter aussagen läßt.

Wie schon erwähnt, hat man *Calycopeplus* (unter diesem Namen) zur Gattung erhoben. PAX hat das, wesentlich nur wegen der blattartigen Ausbildung der Brakteen, beibehalten. Aus *E. elata* und *E. Tessmannii* ebenfalls eine Gattung zu machen, scheint mir unmöglich, weil sie sich in allen übrigen Merkmalen eng an die anderen Arten der *Laurifoliae* anschließen; wahrscheinlich liegt auch bei *E. cestrifolia* eine Übergangsbildung zu den zerteilten Brakteen der anderen Arten vor. Es handelt sich meines Erachtens bei der blattartigen Ausbildung der Brakteen um ein primitives Merkmal, das sich bei wenigen Arten an verschiedenen Stellen innerhalb der Gattung erhalten hat, wie das Vorkommen der Membranen bei *E. elata* und *Tessmannii* zeigt. Der innere Bau der Cyathien ist bei den Beschreibungen der Arten oft nicht berücksichtigt worden; es ist daher möglich, daß sich unter den bis jetzt bekannten Arten noch weitere ähnliche Fälle finden. Ich halte es für natürlicher, auch *Calycopeplus* bei *Euphorbia* zu belassen, wenn man nicht *Euphorbia* in mehrere kleine Gattungen zerlegen will. Diese Gattungen wären aber nach den heutigen Kenntnissen im wesentlichen nur auf die Unterschiede im Habitus und im Bau der Drüsen zu gründen. Der Anfang dazu ist besonders in Amerika schon gemacht worden (auch die *Laurifoliae* hat MILLSPAUGH als *Euphorbiodendron* zur Gattung erhoben), ich kann mich dem aber nicht anschließen.

Wichtigste Literatur.

SCHMIDT, HEINRICH: Über die Entwicklung der Blüten und Blütenstände von *Euphorbia* L. Beihefte Bot. Centralblatt **21** (1907), 1. Abtlg. S 21.

HABER, JULIA M.: The Anatomy and Morphology of the Flower of *Euphorbia*. Annals of Bot. **39** (1925), S. 657.

MICHAELIS, P.: Blütenmorphologische Untersuchungen an den Euphorbiaceen. Bot. Abhandl. (K. GOEBEL), Heft 3 (1924).

BOISSIER: Euphorbiceae, in DC. Prodromus XV (1862), S. 3.

PAX, F.: Euphorbiaceae, in ENGLER-PRANTL, Die nat. Pflanzenfamilien III, 5. Abtlg. (1896).

—, —: Die Phylogenie der Euphorbiaceae. Engl. Bot. Jahrb. **59** (1924), S. 129.

71. Fr. Steinecke und H. Ziegenspeck: Veränderungen im Pyrenoid während der Stärkeproduktion.

(Mit 3 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 13. Dezember 1928. Vorgetragen in der Dezembersitzung.)

Über die Natur der Pyrenoide gehen die Ansichten noch auseinander[1]). Es handelt sich um aus Proteinen bestehende, gelegentlich in Kristallform auftretende Gebilde, die an zumeist bestimmten Stellen den Chromatophoren vieler Algen eingelagert sind. Auch die Funktion der Pyrenoide ist keinesfalls geklärt. Wir sind in unseren

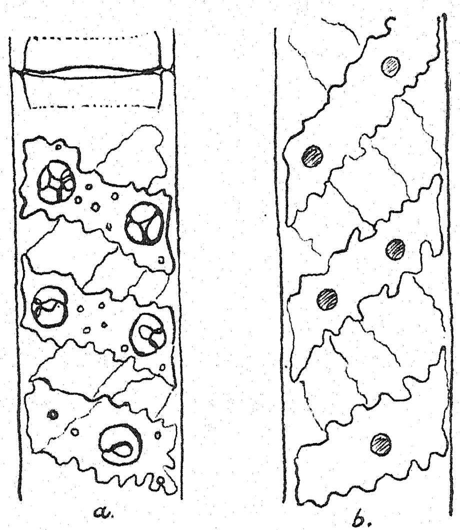


Abb. 1. *Spirogyra Grevilleana.* Vergr. 750 : 1. a) Lichtkultur. b) Dunkelkultur.

Ansichten darüber eigentlich noch nicht weiter als SCHMITZ und versuchen die auffallende Assimilatspeicherung in unmittelbarer Nähe der Pyrenoide dadurch zu erklären, daß wir die Pyrenoide als Kondensationszentren bei der Bildung der Stärke betrachten[2]).

Stehen die Pyrenoide in nächster Beziehung zur Assimilation, so müssen sich Veränderungen im Verlauf der Assimilatbildung in irgendwelchen Veränderungen des Pyrenoids wiederspiegeln.

Zur Klärung dieser Frage stellten wir Kulturen verschiedener Zygnemaceen-Arten ins Dunkle, bis sowohl Stromastärke wie auch

1) Vgl. SCHERRER in Flora 1915.

2) GEITLER in Archiv f. Protistenkde. Bd. 56, S. 129.

Pyrenoidstärke verschwunden waren. Die Pyrenoide treten dann deutlich als runde bis elliptische Körper in Erscheinung. Vergleicht

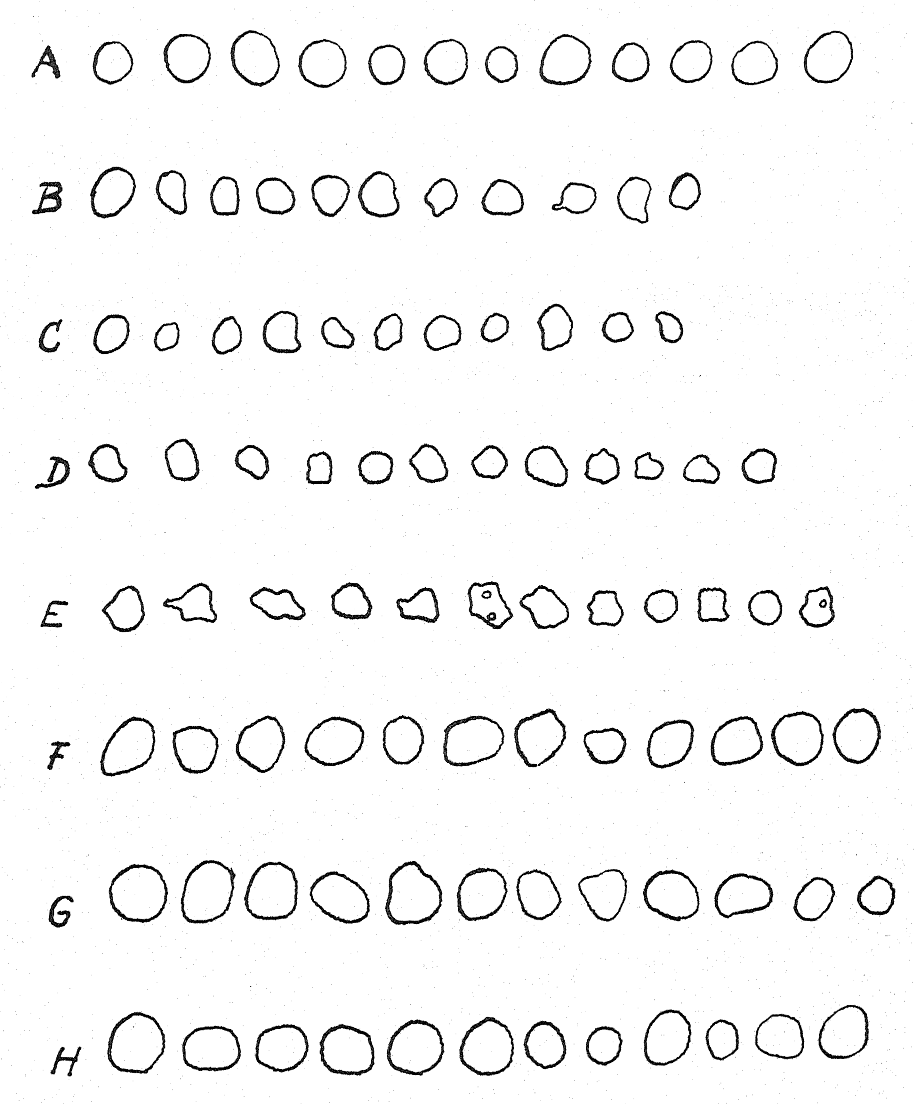


Abb. 2. *Spirogyra Grevilleana*. Vergr. Ob. $^{1}/_{12}$ × Comp. 8 ZEISS. Serien von Pyrenoiden. A. Dunkelkultur. B. Dieselbe nach 30 Sekunden Belichtung. C. Nach 60 Sekunden Belichtung. D. Nach 10 Minuten Belichtung. E. Nach 30 Minuten Belichtung. F. Nach 90 Minuten Belichtung. G. Nach 210 Minuten Belichtung. H. Lichtkultur.

man nun die Größe der stärkefreien Pyrenoide aus Dunkelkulturen mit der Größe der stärkeumhüllten Pyrenoide aus Lichtkulturen, so

erscheinen die letzteren Pyrenoide deutlich kleiner (Abb. 1). Man könnte daraus den Schluß ziehen, daß sich die Masse des Pyrenoids während der Stärkeproduktion ändert.

Es handelt sich jedoch in Wirklichkeit nicht um eine Größenänderung. Denn die die Pyrenoide der Zygnemaceen einhüllende Stärkescheide wirkt wie eine Linse, so daß die innen liegende Pyrenoidmasse verkleinert erscheint. Der Versuch muß daher kontrolliert werden durch Einbettung der Algen in ein Medium von etwa gleichem Brechungsexponenten wie Stärke.

Wir fixierten mit CARNOY, färbten mit Eisenalaun-Hämatoxylin nach HEIDENHAIN und betteten in Kanadabalsam ein. Dabei zeigte es sich, daß nunmehr nennenswerte Größenunterschiede zwischen stärkefreien und stärkeumhüllten Pyrenoiden nicht bestanden.

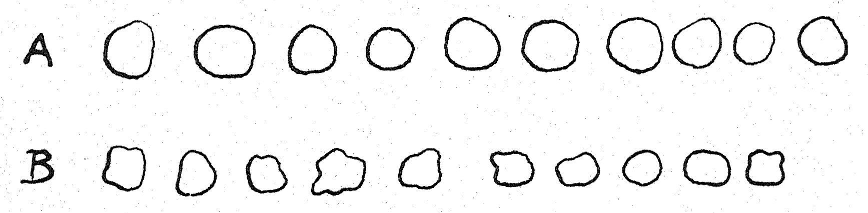


Abb. 3. *Zygnema stellinum.* Vergr. Ob. $^1/_{12}$ × Comp. 8 ZEISS. Serie von Pyrenoiden. A. Dunkelkultur. B. Dieselbe nach 60 Sekunden Belichtung.

Wir gingen nun dazu über, unter Beibehaltung derselben Technik Dunkelkulturen von Zygnemaceen nur kurz zu belichten und nach verschiedenen Zeiten die Größe der Pyrenoide festzustellen. Als Versuchsobjekte dienten vor allem *Spirogyra Grevilleana* und *Zygnema stellinum.* Die Abb. 2 und 3 sind nach Dauerpräparaten aus mehreren Versuchsreihen mit dem Zeichenapparat gezeichnet. Sie zeigen die auffallende Tatsache, daß die runden Pyrenoide aus Dunkelkulturen sofort nach Beginn erneuter Belichtung ihre Größe und Gestalt verändern. Bereits nach 30 Sekunden sind die Pyrenoide kleiner geworden und haben eine eckige Gestalt angenommen. Zugleich treten verschiedentlich kleinste Vakuolen in den Pyrenoiden auf. Noch nach 30 Minuten, nachdem bereits die Bildung neuer Pyrenoidstärke nachzuweisen ist, ist diese Veränderung festzustellen. Nach Verlauf von 90 Minuten haben die Pyrenoide anscheinend ihre normale Größe wieder angenommen und behalten sie nunmehr bei.

Überblickt man diese Beobachtungen, so wird man das Pyrenoid als „Kondensationszentrum“ nicht nur etwa nach Art eines Impfkristalles oder einer besonderen Speicherstelle der Alge auffassen, sondern es liegt der Gedankengang nahe, in ihm den Speicher für Fermente in einer Prophase zu erblicken. Bei der Stärkebildung werden vermutlich aus den Vorstufen die eigentlichen stärkebildenden „Fermente“ erzeugt.

Wir möchten hier im bewußten Gegensatz zu SCHIMPER die Ähnlichkeit mit dem Karyosom und den Nukleolen der Kerne betonen und auf deren Rolle bei der Fermentproduktion hinweisen, wie sie in den Arbeiten von FUCHS-ZIEGENSPECK, LÜHR, RHODE, BERCKEMEYER niedergelegt ist.

---

72. E. Kuhn: Zur Frage der Querteilung der Chromosomen in der somatischen Prophase von Capparis spinosa.

(Vorläufige Mitteilung.)
(Mit 2 Abbildungen im Text.)
(Eingegangen am 28. Dezember 1928. Vorgetragen in der Dezembersitzung.)

Vor kurzem hat JOSEF SCHILLER die somatische Mitose bei *Capparis spinosa* beschrieben, die völlig abweichend vom Normaltypus verlaufen soll. Er findet in den Ruhekernen eine konstante Zahl (12) von Chromozentren, die sich in der Prophase quer teilen und voneinander trennen, so daß sich in der Metaphase 24 Einheiten finden, die als Chromosomenhälften aufgefaßt werden. Es erscheint nun schwer vorstellbar, daß die Verteilung dieser Tochterchromosomen auf die Pole nicht nach dem Zufall erfolgt, sondern daß wirklich die zusammengehörigen Querhälften getrennt werden. Das letztere nimmt der Verfasser an, da ja sonst der Sinn der indirekten Kernteilung, der in einer gleichmäßigen Verteilung der Chromosomen auf die Tochterkerne zu suchen ist, völlig in Frage gestellt würde.

Eine Chromosomenquerteilung anstatt einer Längsteilung ist bisher noch niemals einwandfrei nachgewiesen worden[1]). Die stets beobachtete Längsteilung war ja bekanntlich gerade das stärkste Indizium für eine polare Längsdifferenzierung der Chromosomen, die inzwischen durch viele zytologische und genetische Befunde fast zur Gewißheit geworden ist.

Da demnach SCHILLERs Beobachtungen nicht nur den Sinn der indirekten Kernteilung, sondern vor allem auch die Grundlage der Chromosomentheorie der Vererbung in Frage stellen, erschien eine Nachprüfung von größtem Interesse.

Ich untersuchte Wurzelspitzen, während der Verfasser Sproßvegetationspunkte benutzt hat. Das Material stammt aus dem Botanischen Garten Berlin-Dahlem. Untersucht wurde *Capparis spinosa* L., aus Padua stammend, sowie die *var. rupestris* Sibth. et Sm., in Kreta gesammelt. Zum Vergleich wurden noch die folgenden Arten fixiert:

Capparis cynophallophora L. Amerika,
„ *saligna* Vahl. Westindien,
„ *acutifolia* Swat. China.

1) Nur für Protisten gibt es einige Angaben, jedoch war auch in diesen Fällen eine sichere Analyse nicht möglich (siehe BĚLAŘ 1928, S. 53).

Infolge der winterlichen Ruheperiode der Pflanzen standen mir nur wenige Wurzelspitzen zur Verfügung, so daß ich mich bei *C. spinosa* mit der Anwendung nur eines Fixiergemisches begnügen mußte. Ich wählte das NAWASCHINsche, das zwar Ruhekerne sehr schlecht konserviert, sich hingegen für die Fixierung und Färbung von Chromosomen hervorragend eignet.

Der Ruhekern enthält die typische feinkörnelige Grundsubstanz. Bei *C. spinosa* findet sich um den Nukleolus infolge mangelhafter Fixierung der bekannte „Hof" (vgl. Abb. 1), der von der Peripherie der Wurzel nach dem Inneren hin, also entsprechend der Geschwindigkeit des Eindringens der Fixierflüssigkeit,

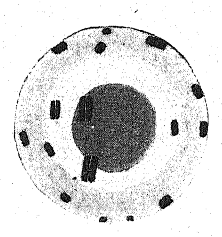


Abb. 1. Somatische Prophase von *Capparis spinosa*. Nur ein Teil der Chromosomen, die alle an der Kernwand liegen, ist eingezeichnet. Die Kerngrundsubstanz hat sich infolge der Fixierung vom Nukleolus abgelöst. Gentianaviolett n. GRAM. 2400×.

immer größer wird. Viele Kerne erscheinen infolgedessen fast ganz von einem Hohlraum erfüllt, da die Grundsubstanz an der Kernwand niedergeschlagen worden ist. Dieser Hohlraum ist also ein Fixierungsartefakt, nicht aber wie SCHILLER meint, eine von Kernsaft (Karyolymphe) erfüllte Vakuole. Davon konnte ich mich auch einwandfrei an der mit Bendalösung[1]) fixierten *C. cynophallophora* überzeugen, da sich hier der „Hof" infolge der besseren Fixierung gar nicht oder nur im innersten Teil der Wurzel findet. In den Ruhekernen der Streckungszone, die sich normaler Weise nicht mehr teilen, findet sich eine große Zahl von Chromozentren. Die Kerne sind aber in diesem älteren Gewebe so klein, daß eine Zählung kaum möglich erscheint. In den größeren Kernen der meristematischen Zone, die ja mehr oder weniger Interkinesekerne sind, konnte ich wie der Verf. eine konstante Zahl der Prochromosomen ermitteln. Diese liegen sämtlich an der Membran, so daß man nur ganz unversehrte Kerne, die man in größerer Anzahl erst in

1) FLEMMINGsche Lösung mit ganz wenig Eisessig.

Schnitten von 12 μ Dicke findet, zur Zählung verwenden kann. SCHILLER schnitt 7,5 μ dick, so daß die Möglichkeit besteht, daß er nicht alle Prochromosomen zu Gesicht bekam und deshalb nur 12 zählte. In einigen Fällen konnte ich 38 Chromozentren feststellen, welche Zahl zu erwarten war, da in der Metaphase 38 Chromosomen vorhanden sind (siehe unten). Meistens fand ich jedoch weniger, was bei der hohen Zahl infolge des Übereinanderlagerns oder Verdeckung durch den Nukleolus nicht verwunderlich ist. Besonders betont sei, daß sich zwischen den Prochromosomen die gleichen Größenunterschiede finden, wie sie bei den Chromosomen der Metaphase zu beobachten sind (vgl. Abb. 1 und 2). Aus diesen Chromozentren gehen durch Chromatinaufnahme die Chromosomen hervor. Der Vorgang verläuft in der von mir bei *Thalictrum* (KUHN 1928) beschriebenen Weise und soll demnächst in größerem Rahmen ausführlich dargestellt werden. Wie bei *Thalictrum* erfolgt auch hier als Andeutung des „Spirems" ein Wachstum über die spätere Länge der Metaphasenchromosomen hinaus, wie auch SCHILLER feststellte. Niemals konnte eine Querteilung beobachtet werden. Gelegentlich findet sich allerdings eine Chromosomeneinschnürung („constricion"), die man für einen Querspalt halten kann. Eine weitere Fehlerquelle stellen die großen Trabanten dar (s. unten), die vom Verfasser nicht gesehen wurden. Sie treten schon in der späten Prophase auf und können dann eine Querspaltung vortäuschen. Übrigens sagt SCHILLER ausdrücklich, daß er die Querteilung nur an den längeren, nicht aber an den sphaerischen Chromosomen beobachten konnte. Die letzteren sollen bezüglich der Frage der Querteilung „keine Anhaltspunkte bieten", doch scheint mir gerade seine Fig. 4 als Längsteilung deutbar zu sein. Es ist allerdings bei der außerordentlichen Kleinheit der Chromosomen sehr schwer, einen Längsspalt nachzuweisen. Mit Heidenhainfärbung gelang mir dies in keinem Fall, wohl aber mit Gentianaviolettfärbung nach GRAM (Abb. 1). Wenn man diesen Spalt noch nicht als Beweis für eine wirklich erfolgende Längsteilung ansehen will, so spricht aber eindeutig gegen eine Querteilung, daß von der frühsten Prophase an bis zur Metaphase stets über 30 Prochromosomen bzw. Chromosomen zu finden sind, während SCHILLER eine plötzliche Vermehrung auf das Doppelte beobachtet zu haben glaubt.

In der Metaphase sind 38 Chromosomen vorhanden, was durch Auszählung einer großen Zahl von Platten festgestellt wurde (Abb. 2). Die gleiche Diploidzahl ist schon einmal in der Familie der Capparidaceen festgestellt worden, nämlich von TAYLOR (1925)

bei *Cleome spinosa.* Trotz der Kleinheit der Chromosomen zeigen sich ganz erhebliche Größenunterschiede. Die meisten sind mehr oder weniger stabförmig, einige fast ei- oder kugelförmig. Von den längeren Chromosomen ist ein Paar durch den Besitz relativ sehr großer Trabanten ausgezeichnet. Einige Chromosomen sind fast so klein wie die Trabanten. SCHILLER fand in der Metaphase nur 24 Einheiten, die er aber als Tochterchromosomen auffaßt.

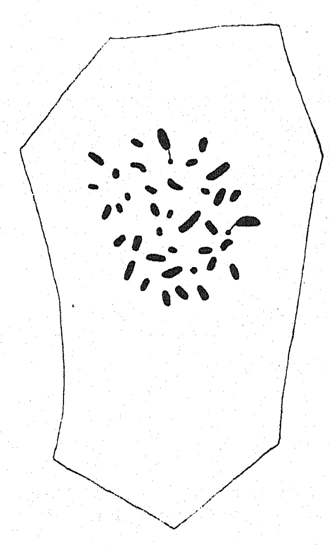


Abb. 2. Somatische Metaphase von *Capparis spinosa,* Polansicht. Heidenhain. 2400×.

Es ist nicht recht verständlich, warum er bei der Deutung seiner Befunde nicht von der Metaphase als dem am leichtesten zu fixierenden und zu beobachtenden Stadium ausgeht, sondern von der Prophase, in der die Zählung der Chromosomen erhebliche Schwierigkeiten macht. Die von diesem Verf. in Aussicht gestellte Untersuchung der Reifeteilung wird entscheiden, ob seine Pflanzen tatsächlich die diploide Zahl 24 haben, also eine andere chromosomale Rasse darstellen, als die von mir untersuchten.

Eine genaue Zählung der in der Anaphase auseinanderweichenden Chromosomen ist zwar nicht möglich, da sie dicht gedrängt übereinander liegen. Eine Schätzung ergab aber stets eine Zahl, die der zu erwartenden (38) sehr nahe kam; einwandfrei wurden wiederholt 25 Chromosomen als äußerstes Minimum gezählt. Wenn die SCHILLERsche Deutung richtig wäre, dürften

nur 19, die Hälfte von 38, vorhanden sein. Da der ganze Kernteilungsvorgang normal durch Längsteilung verläuft, ist die Annahme des Verf. hinfällig, die Querhälften der Chromosomen gelangten nicht durch Spindelfasern, sondern durch Eigenbewegung an die Pole. In der späten Telophase findet eine Auflockerung statt, und die Chromosomen werden wieder sichtbar. Diese sind aber nicht ringförmig angeordnet, wie Verf. beschreibt, sondern liegen gleichmäßig im ganzen Kernraum zerstreut.

Den gleichen völlig normalen Verlauf der Kernteilung zeigten auch die folgenden Arten, für die ich die Chromosomenzahlen angebe:

Capparis cynophallophora 2 n = 18
„ *saligna* 2 n = 30
„ *acutifolia* 2 n = ca. 85.

Die beiden ersteren Arten haben weit größere, die letztere ähnlich kleine Chromosomen wie *C. spinosa.*

Zusammenfassung.

1. Die somatischen Kerne von *Capparis spinosa* enthalten eine feinkörnelige Grundsubstanz, keine Karyolymphe, wie SCHILLER (1928) glaubt.

3. Es finden sich Chromozentren in konstanter Zahl, aus denen die Chromosomen entstehen. Der Verlauf der Teilung ist normal. Es erfolgt eine Längsteilung der Chromosomen in der Metaphase, nicht eine Querteilung in der Prophase, wie SCHILLER (1928) behauptet.

2. *Capparis spinosa* hat diploid 38 sehr kleine Chromosomen, die deutliche Größenunterschiede zeigen. Ein Chromosomen-Paar hat relativ sehr große Trabanten.

Literaturverzeichnis.

BĚLAŘ, K.: Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. Handb. f. Vererbungsw. 1928. **1**, 412 S.

KUHN, E.: Zur Zytologie von Thalictrum. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik. 1928. **68**, 382—430.

SCHILLER, J.: Über den Verlauf der Kernteilung bei Capparis mit Dauerchromosomen. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik. 1928. **69**, 491—500.

TAYLOR, W. R.: Chromosome constrictions as distinguishing characteristics in plants. Americ. Journ. of botany. 1925. **12**, 238—244.

Bericht

über die

vom 30. Mai bis zum 1. Juni 1928 in **Bonn a. Rh.**

abgehaltene

zweiundvierzigste Generalversammlung

der

Deutschen Botanischen Gesellschaft.

Wie in den letzten Jahren trat auch diesmal die Deutsche Botanische Gesellschaft mit der Freien Vereinigung für Pflanzengeographie und systematische Botanik und mit der Vereinigung für angewandte Botanik zu einer gemeinsamen Tagung und zwar in Bonn zusammen. Die in überaus großer Zahl erschienenen Teilnehmer trafen sich am Abend des Dienstags nach Pfingsten, den 29. Mai, auf einem Begrüßungsabend im Saale der Bonner Lesegesellschaft.

Am Vormittage des folgenden Tages, Mittwoch, den 30. Mai, fand im Hörsaale des Botanischen Institutes der Universität, im Poppelsdorfer Schloß, eine gemeinsame Tagung der drei Gesellschaften statt, die von unserem Präsidenten, Herrn H. FITTING, um 9 h 15′ eröffnet wurde. Der Präsident begrüßte auch im Namen der Bonner Fachgenossen die Anwesenden herzlich, indem er darauf hinwies, daß die Botaniker in diesem Jahre zum ersten Mal ihre Tagung in Bonn abhielten; er hoffe und wünsche, die Tage im schönen Rheinland möchten für Alle genuß- und ertragreich verlaufen. Er gab in kurzen Worten ein Bild von der Rolle, die die Universität Bonn in der Geschichte der Botanik gespielt hat, und erinnerte an die vielen bedeutenden Forscher, die hier zum Ruhme der Universität und zum Segen unserer Wissenschaft gewirkt haben. Auch von der Entwicklung der Einrichtungen der Bonner botanischen Institute in den letzten Jahrzehnten gab er einen kurzen Abriß.

Der Präsident teilte ferner mit, daß vorläufig durch ihn auch die Stadt Bonn ihren Gästen herzliche Willkommensgrüße entbiete mit dem Wunsche einer recht erfolgreichen Tagung.

Sodann begrüßte der Vorsitzende die erschienenen Vertreter und Angehörigen der Naturwissenschaftlichen Vereine des Rheinlandes sowie die ausländischen Kollegen, vor allem die in besonders großer Zahl herbeigeeilten Fachgenossen aus Holland, deren ältesten Vertreter, unser korrespondierendes Mitglied Herrn Professor Dr. F. A. F. C. WENT-Utrecht, er nunmehr den Vorsitz zu übernehmen bat.

Herr WENT übernimmt die weitere Leitung der Versammlung mit Dankesworten und mit der Erinnerung an seine eigene Studienzeit in Bonn unter STRASBURGER. Er erteilt sodann Herrn F. v. WETTSTEIN-Göttingen das Wort zu seinem Vortrage über plasmatische Vererbung und über das Zusammenwirken von Gen und Plasma [s. S. (32)].

Danach ergreift Herr L. DIELS-Berlin das Wort zu seinem Vortrage über Kontinentalverschiebung und Pflanzengeographie [s. S. (49)].

Hierauf tritt um 11 h 20′ eine Pause von etwa 15 Minuten ein, nach der Herrn H. ZILLIG-Bernkastel das Wort erteilt wird zu einem Vortrage über die in Deutschland auf Kulturpflanzen vorkommenden Brandpilze. Die Ausführungen wurden unterstützt durch zahlreiche Lichtbilder, Herbarmaterial und mikroskopische Präparate. Da der Zeitpunkt für die Beendigung der Vorträge zu Beginn dieses Vortrags bereits überschritten war, mußte derselbe um mehr als die Hälfte gekürzt werden, so daß insbesondere die neueren Forschungsergebnisse nur gestreift werden konnten.

Die außerordentliche wirtschaftliche Bedeutung der Brandpilze hat in den letzten Jahren besonders in Deutschland, Nordamerika und der U. S. S. R. zu zahlreichen Arbeiten über Einzelfragen Veranlassung gegeben, so daß es sich verlohnt, einen zusammenfassenden Überblick zu geben und auf noch vorhandene Lücken in der Erforschung dieser Pilzgruppe hinzuweisen. Allgemein sind unsere Kenntnisse über die geographische Verbreitung der einzelnen Arten und die Ursachen hiervon noch unzureichend. Bei jeder Art wurde nach einer kurzen Charakteristik des Krankheitsbildes und Aufzählung der Wirte der derzeitige Stand unserer Kenntnisse über den Entwicklungsgang erörtert und die heutige Bekämpfung mit besonderer Berücksichtigung der Immunitäts-

züchtung, die geographische Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung des Pilzes besprochen. In der Reihenfolge der Wirtspflanzen kamen folgende Ustilagineen zur Erörterung: beim Weizen *Tilletia tritici* und *T. foetens*, *Ustilago nuda* f. sp. *tritici* und *Urocystis tritici*; bei der Gerste *Ustilago hordei*, *U. nuda* f. sp. *hordei* und *Tilletia Pančičii*; beim Hafer *Ustilago avenae* und *U. levis*, sowie der damit nahe verwandte, jedoch nicht auf Hafer übergehende Brand des französischen Raigrases *Ustilago decipiens*; bei Roggen *Urocystis occulta* und *Tilletia secalis*; beim Mais *Ustilago zeae*; bei der Speisezwiebel *Urocystis cepulae* und als Schädiger von Zierpflanzen *Urocystis violae* auf *Viola*-Arten, *Entyloma calendulae* auf *Calendula officinalis* und *E. dahliae* auf *Dahlia variabilis*.

Im Rahmen eines kurzen Referats kann nur auf einige Fragen von allgemein-wissenschaftlichem Interesse hingewiesen werden. Die Sexualverhältnisse der Brandpilze, deren Kenntnis in den letzten Jahren hauptsächlich von KNIEP gefördert wurde, bedürfen bei einigen kulturpflanzenschädlichen Brandpilzen noch weiterer Klärung. Versuche zur Prüfung der Anfälligkeit sind nur dann beweiskräftig und vergleichbar, wenn optimale Infektionsbedingungen gegeben wurden. Von manchen Versuchsanstellern wurde dieser Forderung bisher zu wenig Rechnung getragen. Bei manchen kulturpflanzenschädlichen Brandpilzen, z. B. *Tilletia secalis*, sind auch die Infektionsbedingungen noch zu wenig bekannt. Die Immunitätszüchtung wird neuerdings durch die von amerikanischen Forschern festgestellte physiologische Differenzierung innerhalb mancher Brand-Arten außerordentlich erschwert. So konnten CHRISTENSEN und STAKMAN in Nährlösung 15 verschiedene Formen von *Ustilago zeae* isolieren, von welchen 7 in ihrer Virulenz gegenüber reinen Getreidelinien zu unterscheiden waren. BENIGNI andererseits konnte in der Po-Ebene nur eine Form von *Ustilago zeae* feststellen und erklärt die wechselnde Größe der Sporen aus ihrem Reifegrad. Es muß also weiterhin geprüft werden, ob und inwieweit sich innerhalb der einzelnen Arten physiologisch spezialisierte Formen vorfinden, und ob etwa diese Spezialisierung geographisch begrenzt ist. Unter Berücksichtigung dieser Ergebnisse muß die Immunitätszüchtung, welche z. B. beim Weizen bereits beachtenswerte Ergebnisse gezeitigt hat, mit Nachdruck fortgesetzt werden, da die Bekämpfung aller dem Saatgut äußerlich anhaftenden Brandpilze in den letzten Jahren durch die verschiedenen Methoden der Saatgutbeize zwar praktisch geklärt ist, aber eine dauernde Belastung des Getreidebaues bedeutet. Unter den Beizmethoden wird seit etwa drei Jahren besonders

die Brauchbarkeit der Trockenbeize erforscht, weil deren Anwendung sich viel einfacher gestaltet als die der Benetzungs- oder Tauchbeize.

Besonders eingehend wurden einige Brandpilze besprochen, die sich erst neuerdings in Deutschland schädlich bemerkbar machen, so der in der Provinz Sachsen, in Ostpreußen, Braunschweig und seit 1925 auch in Berlin beobachtete Zwiebelbrand (*Urocystis cepulae* Frost), der besonders bei Calbe a. d. Saale den Zwiebelbau außerordentlich beeinträchtigt und bisher nur durch Bodendesinfektion zu bekämpfen ist, und die seit 1924 in Deutschland immer mehr auftretende, durch *Enthyloma dahliae* Syd. hervorgerufene Blattfleckenkrankheit, welche den Zierwert der befallenen Dahlien vernichtet.

Um 12 h 25′ wird die gemeinsame Sitzung durch den Vorsitzenden geschlossen.

Nach nur zweistündiger Mittagspause wird um 2 h 35′ von Herrn H. FITTING die Generalversammlung der Deutschen Botanischen Gesellschaft eröffnet. Er gibt zunächst einen kurzen Bericht über die Entwicklung der Gesellschaft im letzten Jahre. Die Mitgliederliste enthielt am 1. Januar 1927 die Namen von 847 ordentlichen, 38 korrespondierenden und 7 Ehrenmitgliedern; das waren zusammen 892 Mitglieder. Vom 1. Januar bis zum 31. Dezember 1927 wurden 54 ordentliche Mitglieder aufgenommen. In derselben Zeit sind 16 Mitglieder gestorben (darunter ein korrespondierendes Mitglied) und 12 ordentliche Mitglieder ausgetreten. Demnach ergibt sich als

Bestand am 31. Dezember 1927:

873 ordentliche Mitglieder,
37 korrespondierende Mitglieder,
7 Ehrenmitglieder,

zusammen: 917 Mitglieder,

also 25 Mitglieder mehr als am 31. Dezember 1926. Im Anschluß an diese Zusammenstellung gibt der Vorsitzende dem Wunsche Ausdruck, daß die Gesellschaft sich auch weiterhin so erfreulich entwickeln und der Mitgliederbestand bald das erste Tausend überschreiten möge.

Nunmehr legt der Schatzmeister der Gesellschaft, Herr E. TIEGS, den Rechnungsabschluß für 1927 und den Voranschlag für 1928 vor [s. S. (30), (31)]. Er weist darauf hin, daß die Druckkosten, besonders für die Abbildungen, erheblich gestiegen sind und in Kürze eine weitere erhebliche Steigerung erfahren würden. Trotzdem sei es gelungen, den Umfang und die Ausstattung unserer

„Berichte“ auf die alte Höhe zu bringen, ohne bisher den Mitgliedsbeitrag über den schon vor dem Kriege gültigen Betrag zu erhöhen.

Zu Kassenprüfern sind vom Vorstande die Herren R. KOLKWITZ und R. W. KOLBE ernannt worden. Der Vorsitzende erteilt Herrn KOLBE-Berlin das Wort zum Bericht über die erfolgte Kassenprüfung. Dieser fügt seinem Berichte die Bemerkung hinzu, daß die Führung der Bücher nach modernen kaufmännischen Grundsätzen durchgeführt sei, und daß sie gestatte, jederzeit den Stand der Finanzen der Gesellschaft sofort festzustellen.

Der Vorsitzende beantragt Entlastung für den Schatzmeister und den Vorstand, die von der Versammlung erteilt wird; ebenso erfolgt die Genehmigung des Voranschlages.

Im Anschluß hieran spricht der Vorsitzende in warmen Worten dem Schatzmeister Herrn E. TIEGS und dem ersten Schriftführer Herrn B. LEISERING den Dank der Versammlung aus für die bei der Führung der Kassenverwaltung und bei der Herausgabe der Berichte im Interesse der Gesellschaft selbstlos geleistete Arbeit.

Hierauf verliest der Vorsitzende die Namen der seit der letzten Generalversammlung verstorbenen Mitglieder:

BITTER, G. (Göttingen), am 30. Juli 1927,
BRENDEL, R. (Liegnitz), am 17. August 1927,
FUCHS, A. (Augsburg), am 28. Juni 1927,
GIESENHAGEN, K. (München), am 7. April 1928,
HENCKEL, A. (Perm), am 9. April 1927,
JOHANNSEN, W. (Kopenhagen), am 11. November 1927,
KUMM, P. (Danzig), am 14. September 1927,
KUPREENKO, P. R. (Moskau), am 19. Juli 1927,
LEHMANN, G. (Templin), am 7. März 1928,
PAPENHEIM, C. (Essen), am 28. Juli 1927 in China,
SCHENCK, H. (Darmstadt), am 25. Juni 1927,
SCHRÖDER, B. (Breslau),
WISLOUCH, S. M. (Warschau), am 10. Juli 1927,

außerdem noch OSTERMAIER, J. (Dresden), am 28. Juli 1927, der schon 1926 aus der D. B. G. wieder ausgetreten war.

Zu Ehren der Dahingegangenen erheben sich die Anwesenden von ihren Plätzen.

Der Vorsitzende teilt mit, daß für das nächste Jahr eine Einladung der städtischen Behörden und des Verkehrsamtes in Danzig vorliegt. Er schlägt vor, die Generalversammlung des Jahres 1929 dort abzuhalten. Die Versammlung stimmt

diesem Vorschlage einhellig zu. Durch Abstimmung erklärt sich die größere Mehrheit der Versammlung dafür, daß die Generalversammlung in Danzig nicht zu Pfingsten, sondern im Anfang des August stattfindet. Es wird aber von der Versammlung beschlossen, dem geschäftsführenden Berliner Vorstande die Ermächtigung zu erteilen, Ort und Zeit der Generalversammlung anderweitig festzusetzen, wenn aus irgendwelchen Gründen sich der Beschluß der Versammlung bezüglich der nächstjährigen Tagung nicht durchführen lassen sollte.

Hiermit ist der geschäftliche Teil der Generalversammlung erledigt.

Bevor nunmehr in die wissenschaftliche Sitzung eingetreten wird, erklärt Herr FITTING bezüglich der Reihenfolge der Mitteilungen, bei der Vorbereitung des Programms der Sitzungen sei diesmal insofern von der bisherigen Gewohnheit abgegangen worden, als die Vorträge nicht streng nach dem Datum des Einganges der Meldungen angesetzt seien; vielmehr seien die Mitteilungen nach dem Inhalt zu Gruppen vereinigt worden, so daß also die Teilnehmer, die sich für ein bestimmtes Teilgebiet besonders interessierten, in einer Sitzung mehrere demselben Gebiete zugehörende Mitteilungen zu hören in der Lage seien. Auch sei darauf Bedacht genommen, Mitteilungen, die für die Mitglieder einer der beiden anderen Gesellschaften voraussichtlich besonderes Interesse böten, so zu legen, daß diese Kollegen in der Lage seien, die sie interessierenden Vorträge anzuhören. Nun könne leider das so wohl durchdachte Programm nicht mehr zugunsten persönlicher Wünsche abgeändert werden.

Herr O. DRUDE-Dresden begrüßt diese Regelung als sehr zweckmäßig und weist darauf hin, daß bei der Generalversammlung in Dresden von ihm ebenfalls bei Anordnung der Reihenfolge der Vorträge zugunsten harmonischer Gestaltung des Programms nach eigenem Ermessen vorgegangen sei.

Nachdem Herr FITTING mit Rücksicht auf die Menge der vorliegenden Mitteilungen die Redezeit auf 20 Minuten, die Zeit für die Diskussion zu den einzelnen Vorträgen auf 10 Minuten festgesetzt hat, tritt er um 3 h 5′ den Vorsitz an Herrn A. WIELER-Aachen ab, der sofort Herrn KURT NOACK-Erlangen das Wort erteilt. Dieser berichtet unter Demonstration von Präparaten und Vorführung von Spektrogrammen über Untersuchungen zum Chemismus der Chlorophyllbildung in der Pflanze, mit denen er unter Beihilfe der Notgemeinschaft zusammen mit Herrn Dr. W. KIESS-

LING beschäftigt ist. Es handelt sich zunächst darum, mittels präparativ-chemischer und optischer Methoden eine Beziehung zwischen dem sich zumeist nur im Licht bildenden Chlorophyll und dem in etiolierten Pflanzen vorhandenen Protochlorophyll MONTEVERDEs zu finden, das von diesem und von LUBIMENKO in Rohextrakten im Wesentlichen nur auf seine optischen Eigenschaften untersucht worden ist. Der Protochlorophyllgehalt etiolierter Blätter ist so gering, daß diese nur zu orientierenden Versuchen, die die Beobachtungen von MONTEVERDE und LUBIMENKO bestätigten, dienen konnten, und, daß zur Darstellung des Farbstoffs die Samenhäute des Kürbis verwandt wurden, die nach MONTEVERDE und LUBIMENKO Protochlorophyll enthalten.

In Anlehnung an die von WILLSTÄTTER zur Chlorophyllgewinnung angewandte Methode wurde den nach Ankeimen freipräparierten Samenhäuten nach Vorbehandlung mit Petroläther das Protochlorophyll mittels 80%igen Azetons entzogen, mit leicht siedendem Petroläther ausgefällt und dieses Verfahren nach Auflösen in Äther mehrere Male wiederholt. Nach dem Trocknen ergab sich eine dunkelgrüne pulverförmige Substanz, die wie das Chlorophyll nicht kristallisiert. Die sehr schwierige völlige Reinigung ist noch nicht gelungen. Immerhin ist im Verlauf der Reinigung der Schmelzpunkt von anfänglich 80° auf 120° gestiegen, was dem Schmelzpunkt der Chlorophyllkomponenten a und b entspricht. Die Substanz stimmt in ihren Löslichkeitsverhältnissen mit dem Chlorophyll überein und zeigt in Lösung die von MONTEVERDE und LUBIMENKO für ihre Rohextrakte angegebenen spektroskopischen Eigenschaften.

Seinem sehr ausgeprägten Absorptionsspektrum nach muß das Protochlorophyll dem Chlorophyll nahe stehen, weshalb zuerst auf Anwesenheit von Magnesium geprüft wurde, das sich bekanntlich aus Chlorophyll durch Säure abspalten läßt. Schon MONTEVERDE und LUBIMENKO erhielten nach Behandlung ihrer Protochlorophyllextrakte mit Säure einen zweiten Farbstoff („Protochlorophyllan"), den LUBIMENKO als Oxydationsprodukt des Protochlorophylls ansprach. Dieser zweite Farbstoff (Substanz II) stellt nach der Isolierung ebenfalls ein nicht kristallisierendes, dunkelgrünes Pulver dar, das in Lösung wechselfarbig rot und grün ist, starke Rotfluoreszenz zeigt und im Ganzen einen prachtvollen Farbstoff mit ausgezeichneten spektroskopischen Eigenschaften darstellt. Die Vermutung, daß Substanz II ein magnesiumfreies Derivat des Protochlorophylls ist, d. h. sich zu diesem verhält wie Phäophytin zum Chlorophyll, ließ sich wie folgt beweisen:

1. wird eine ätherische Protochlorophyllösung mit verdünnter Säure geschüttelt, so läßt sich in dieser mittels Tetraoxyanthrachinon nach HAHN Magnesium nachweisen,
2. nach Überwindung vieler Schwierigkeiten gelang es, mittels der GRIGNARDschen Reaktion unter Anwendung von Äthylmagnesiumjodid in Substanz II wieder Magnesium einzuführen und zu einem Produkt zu kommen, das spektroskopisch mit Protochlorophyll identisch ist. (Auf diese Weise hat WILLSTÄTTER Phäophytin in Chlorophyll überführt.)

Somit ist bewiesen, daß das Protochlorophyll Magnesium enthält; jedoch muß dies bedeutend lockerer als im Chlorophyll gebunden sein; Laboratoriumsluft, Stehenlassen getrockneter Kürbiskeimlinge in reiner Luft, Einengen roher Ätherextrakte genügt schon zur Umwandlung des Protochlorophylls in Substanz II.

Der hervorragende Farbcharakter der Substanz II ließ vermuten, daß zum mindesten deren Typus schon anderen Untersuchern vorgelegen hat. Es ergab sich nun auch, daß die Substanz II in ihrem spektroskopischen Verhalten die größte Ähnlichkeit mit einem Farbstoff zeigt, der in der Galle grüngefütterter Tiere nachweisbar ist, von MARCHLEWSKI (1904) Phylloerythrin genannt wurde und von LÖBISCH und FISCHLER (1903) in kleinen Mengen kristallisiert erhalten und als Bilipurpurin bezeichnet wurde. Der Rest dieses Präparats wurde von H. FISCHER (1915/16) aufgearbeitet, ohne daß dieser über die Konstitution des Körpers zu einem endgültigen Schluß gekommen wäre.

Zur Untersuchung des Zusammenhangs zwischen Substanz II und Phylloerythrin wurden nun größere Mengen Phylloerythrin aus Rindergalle in prachtvoll violetten Kristallen hergestellt; aus 5 Litern Galle wurden im Sommer 150 mg, im Winter jedoch nur 10 mg erhalten. Die spektroskopische, wie auch die spektrographische Ähnlichkeit zwischen den Chloroformlösungen des Phylloerythrins und der Substanz II ist weitgehend; Intensität und Breite der Banden sind völlig gleich; es besteht lediglich der Unterschied, daß sämtliche Absorptionsbanden des Phylloerythrins gegenüber denen der Substanz II einschließlich ihres Schwerpunkts um ca. 60—70 Å nach Violett verschoben sind.

Vorbehaltlich weiterer Untersuchungen scheint der konstitutionelle Unterschied zwischen den beiden Substanzen darin zu bestehen, daß die Substanz II im Gegensatz zum Phylloerythrin noch die für das Chlorophyll typische Phytolgruppe enthält. Hierfür spricht 1. die Nichtkristallisierbarkeit der Substanz II; 2. deren

Schmelzpunkt, der bei 125° liegt, während das Phylloerythrin keinen scharfen Schmelzpunkt aufweist und erst bei ca. 330° Veränderung in Form einer Zersetzung zeigt; 3. die Verseifbarkeit von Substanz II; Alkalibehandlung ergibt Farbstoffkristalle, die jedoch noch nicht näher untersucht wurden.

In derselben Weise wie bei der Substanz II konnte auch beim Phylloerythrin eine Beziehung zum Protochlorophyll hergestellt werden: Es gelang, mittels Jod-magnesium-dimethylanilin auch in das Phylloerythrin Magnesium einzuführen und so zu einem grünen Farbstoff zu kommen, dessen Absorptionsspektrum mit dem des Protochlorophylls identisch war, bis auf den Unterschied, daß auch hier das gesamte Bandensystem um ca. 70 Å gegenüber dem Protochlorophyll nach Violett verschoben war.

Zusammenfassend ergibt sich zunächst: Das in Dunkelkulturen nachweisbare Protochlorophyll steht dem Chlorophyll schon sehr nahe; es enthält Magnesium und aller Wahrscheinlichkeit nach auch Phytol. Das magnesiumfreie Derivat ist seiner Struktur nach grundsätzlich identisch mit einem Farbstoff, der durch Chlorophyllabbau im Tierkörper entsteht, mit dem Phylloerythrin. Dadurch wird es wahrscheinlich, daß im Gegensatz zur Meinung früherer Autoren das Protochlorophyll die unmittelbare Vorstufe des Chlorophylls ist, und daß die Chlorophyllbildung aus Protochlorophyll im Prinzip denselben chemischen Vorgang darstellt, dem umgekehrt das Chlorophyll im Tierkörper und auch in besonderen Fällen in der Pflanze unterliegt (Protochlorophyllbildung aus primär vorhandenem Chlorophyll in Cucurbitaceensamen).

Die nahe Beziehung des Protochlorophylls zum Chlorophyll ergibt weiterhin, daß der lichtchemische Prozeß, der bei den meisten Pflanzen zur Chlorophyllbildung nötig ist, nur ein einfaches Endglied im Gesamtvorgang der Chlorophyllsynthese darstellt.

Die Arbeiten werden nach der chemischen und physiologischen Seite fortgesetzt.

Es folgt ein Vortrag von Herrn K. MOTHES - Halle über den Eiweißumsatz in welkenden Pflanzen [s. S. (59)].

Darauf zeigte Herr F. RAWITSCHER-Freiburg in einer „Kinematographischen Vorführung der Kreisbewegung plagiotroper Windesprosse“ den Beginn der Kreisbewegung bei mehreren eben austreibenden Seitensprossen von *Pharbitis hispida.* Dabei wurden alle die Einzelheiten dieser Bewegung zur Anschauung gebracht, so, wie sie der Vortragende in einem vorläufigen Bericht (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1927, Bd. 45, S. 646) bereits beschrieben hatte.

Eine weitere Reihe von Filmen stellte das Verhalten von *Pharbitis*sprossen während der Rotation am Klinostaten dar. Diese Aufnahmen wurden in der Weise hergestellt, daß die rotierende horizontale Klinostatenachse jeweils in einer bestimmten Stellung eine Aufnahme auf elektrischem Wege auslöste. Da sich sonach bei allen Aufnahmen der Klinostat in der gleichen Lage befand, scheint er in Ruhe, und im Bewegungsbild gelangt nur die Eigenbewegung der nutierenden Sproßspitzen zur Darstellung. Diese Bewegung ist eine typische, sehr deutliche Kreisbewegung, die auch in Richtung und Dauer nicht von der Zirkumnutation normaler aufrecht stehender Sprosse abweicht. Die Aufnahmen zeigen, daß sie sowohl ausgeführt wird, wenn die Sprosse parallel als auch wenn sie senkrecht oder in irgend einem Winkel zur Klinostatenachse angebracht sind.[1]) Einige der am Klinostaten nutierenden Sprosse waren Seitensprosse, die erst während der Rotation der Mutterpflanze am Klinostaten ausgetrieben hatten und somit während ihrer ganzen Lebensdauer niemals einem einseitigen Schwerereiz unterworfen waren.

Schließlich sei noch erwähnt, daß junge Seitensprosse von *Pharbitis* keinerlei Torsionen zeigen, daß hier also die Kreisbewegungen ohne jede derartige Komplikation vor sich gehen können. Auch diese Feststellung ließ sich an Hand auf einer Flanke markierter Sprosse im Film leicht nachprüfen.

Eine dritte Reihe von Bewegungsbildern zeigte die Entfaltung der Ranken einer Rankenpflanze: *Sicyos angulatus.* Diese Ranken sind ebenfalls Seitenorgane und beginnen ihre Kreis- oder Pendelbewegungen bereits, während sie noch eine plagiotrope Stellung einnehmen. Auch sie zeigen in diesem Entwicklungsstadium das gleiche Verhalten wie die geschilderten Seitensprosse von *Pharbitis,* und hinsichtlich der Ursachen ihrer Bewegungen gelten die gleichen Schlüsse. Diese sind weder von einer geotropischen Theorie zu erfassen, noch stehen sie in Einklang mit einer autotropischen Überkrümmungstheorie. Hiermit soll natürlich nicht gesagt sein, daß die von diesen Theorien geforderten Sachverhalte nie und nirgends zuträfen. Nur in den

---

1) Die Umdrehungsgeschwindigkeit des Klinostaten betrug $1^1/_2$ und 3 Minuten. Die Belichtung erfolgte senkrecht zur Klinostatenachse, sodaß die Lichtreizung diffus einwirkte. Übrigens gehen die geschilderten Bewegungen alle auch im Dunkeln in gleicher Weise vor sich, so daß der alte Satz, daß das Licht normalerweise keine Rolle bei der Kreisbewegung spielt, auch hier leicht bestätigt werden kann.

hier studierten Beispielen müssen sie ausgeschlossen werden; hier sind jedenfalls innere Ursachen für die Kreisbewegung vorhanden.

Als Letzter spricht in der Nachmittagssitzung Herr H. v. GUTTENBERG über das Thema „Zur Analyse der Blattbewegungen von *Coleus*, nach Versuchen von ERICH MÖLLER“. An den Bewegungen dorsiventraler Laubblätter beteiligen sich meist drei Faktoren: zwei tropistische, nämlich Phototropismus und Geotropismus, und ein nastischer, die Epinastie. Über ihr Zusammenwirken sind wir noch sehr unvollkommen unterrichtet. Der Vortragende veranlaßte daher Herrn ERICH MÖLLER, an einem geeigneten Versuchsobjekt (*Coleus hybridus)* eine genaue Analyse der einzelnen Bewegungsvorgänge vorzunehmen, in der Hoffnung, dann auch ihr Zusammenwirken zu verstehen. Die wichtigsten Versuchsresultate sollen im folgenden kurz geschildert und gedeutet werden.

Der Geotropismus der *Coleus*-Blätter ist ein rein transversaler. Im Dunkeln orientieren sich die Blätter aufrechter Pflanzen wagerecht. Mit fixierter Achse horizontal gelegte Pflanzen lassen alle Blätter, mögen sie oben, unten oder seitlich (Flankenstellung) liegen, epinastisch sehr stark zurückschlagen. Erst später tordieren die unteren und seitlichen und suchen so die normal-transversale Lage zu erreichen. Eine negativ geotrope Aufrichtung der seitlichen Blätter findet nicht statt. An der horizontal fixierten Pflanze überwindet also die Epinastie den Geotropismus vollkommen, was am deutlichsten an den unteren Blättern in Erscheinung tritt, die sich nicht auf kurzem Weg durch hyponastische Aufrichtung transversal einstellen, sondern erst nach epinastischer Rückkrümmung tordieren. Hier ist aber zweifellos Epinastie stärker als Geotropismus. An der aufrechten Pflanze müßte das zu einer Senkung der Blätter im Dunkeln führen. Diese tritt nicht ein, die Epinastie wird vom transversalen Geotropismus völlig überwunden oder ist jetzt ganz ausgeschaltet. Die Epinastie ist somit nicht dauernd wirksam, vielmehr durch die Lageänderung induziert, wäre somit eine Geonastie. Werden an der horizontalen Pflanze alle Spreiten so gedreht und am Blattstiel fixiert, daß sie von vornherein transversal liegen, so tritt die Epinastie trotzdem auf und führt die Spreiten aus ihrer Normallage in geotrope Reizlagen. Die Überwindung des Geotropismus tritt dabei noch klarer in Erscheinung als im ersten Falle, indem alle Spreiten zunächst in Vertikalebenen liegen. Inverse Pflanzen (Achse fixiert) könnten die Normallage ihrer Blätter durch einfache Torsion um 180° erreichen. Sie schlagen aber stark epinastisch zurück, wobei sich

wieder die Epinastie als viel stärker erweist als der Geotropismus. Dieser ist ja transversal, wirkt somit gegen die Epinastie, die die Blätter steil nach aufwärts stellt. In der Inverslage überwindet also die Epinastie den Transversalgeotropismus, in der Normallage nicht, woraus wieder folgt, daß sie hier anscheinend ganz fehlt.

Der Phototropismus der *Coleus*blätter ist ein wechselnder. In schwachem diffusem Licht sind sie transversalphototrop, in stärkerem direktem positiv klinotrop. Die Steilstellung der Blätter bei stärkerer Beleuchtung beweist zunächst, daß sie an sich zu hyponastischen Krümmungen befähigt sind. Horizontal fixierte Pflanzen verhalten sich, wenn sie einseitig von oben beleuchtet werden, so wie verdunkelte. Es tritt reine Blattepinastie auf, erst später dann Phototorsion der seitlichen und unteren Blätter. Dasselbe gilt für Pflanzen, deren Blätter wie früher von vornherein zwangsweise in die transversal-phototrope Lage gebracht wurden; auch sie reagieren epinastisch, entfernen sich also aus der phototropen Endstellung; die Epinastie ist stärker als der Phototropismus, was bei aufrechten Pflanzen nie zu beobachten ist. Diesen muß somit die epinastische Tendenz fehlen. Werden horizontale Pflanzen von vorn, d. h. von der Achsenverlängerung aus beleuchtet, so erfolgt nach schwacher Epinastie transversale oder positiv klinophototrope Einstellung. Der Phototropismus überwindet also zunächst leicht den Geotropismus. Die Epinastie ist anscheinend ausgeschaltet. Blattspreiten und Blattstiele, die beide phototrop sind (die letzteren positiv), sind von vornherein in der Lage, sich gleichsinnig phototrop zu orientieren. Diese phototrope Orientierung unterdrückt die durch den Lagewechsel induzierte Epinastie so gut wie ganz. Daraus folgt, daß Epinastie dann auftritt, wenn jede tropistische Orientierungsmöglichkeit geraubt ist oder diese sehr erschwert wird. Letzteres ist auch der Fall bei zwangsweise horizontal gehaltenen Spreiten; denn hier ist das normale Zusammenarbeiten von Blattstiel und -spreite gestört. Ist eine Orientierungsmöglichkeit unverändert (normale geotrope Lage oder normale phototrope Lage), so erfolgt keine Epinastie. Inverse Pflanzen können durch Beleuchtung von unten an der Epinastie verhindert werden, wovon später noch gesprochen werden soll.

Die Epinastie tritt bei jeder Desorientierung auf. Besonders deutlich ist sie am Klinostaten, und zwar sowohl dann, wenn die Pflanzenachse in der Verlängerung der Klinostatenachse liegt, als auch dann, wenn sie senkrecht dazu gestellt ist. Im ersten Fall durchlaufen die vertikalen Blätter folgende 4 Stellungen: Spitze

oben, Spitze unten, zweimal Spitze seitlich (Flankenstellung). Die Epinastie bewirkt bald, daß die Blätter in den Lagen oben und unten horizontal liegen, Oberseite oben, bezw. unten. Hier muß ein geotroper Faktor mitwirken. Daß er nicht ausschlaggebend ist, beweist die Kombination der beiden Flankenlagen allein (KNIEPs Versuch), die gleich starke Epinastie zur Folge hat. Die zweite Art der Klinostatendrehung kombiniert Normallage und Inverslage mit Flankenstellung für die Blätter, die dabei in den seitlichen Lagen horizontal gerichtete Blattstiele haben. In den Flankenstellungen herrscht geotrope Kompensation, es arbeitet also Normallage gegen Inverslage. Letztere könnte nun zur Geotorsion Anlaß geben, es erfolgt aber starke Epinastie; diese wird also durch den intermittierenden Aufenthalt in der Normallage nicht überwunden. Wechselt man andauernd nur die beiden Flankenstellungen (je 1 Stunde) mit der Normallage (je 2 Stunden), so tritt ebenfalls Epinastie auf. Die Normallage kann also in diesen Fällen die Epinastie nicht überwinden, woraus man wohl wieder schließen kann, daß bei kontinuierlicher Normallage die epinastische Tendenz fehlt. Epinastie kann durch verschiedene Narkotika herbeigeführt werden, wie Äther, Tabakrauch, Leuchtgas. Ursache ist Ausschaltung der geotropen Empfindung, denn es unterbleiben an Horizontalpflanzen die Geotorsionen. Bei schwacher Narkose kann die Epinastie durch einseitiges Licht wieder ausgeschaltet werden. Ebenso die Epinastie bei Klinostatenrotierung, was wieder zeigt, daß die Epinastie zwar durch geotrope Desorientierung induziert wird, aber nur dann in Erscheinung tritt, wenn auch die phototrope Orientierung unmöglich gemacht wird. Wird solche ermöglicht, so schaltet sie die Epinastie wieder aus.

Es wurde schließlich der Versuch gemacht, den Phototropismus als Maß für Epinastie und Geotropismus zu verwenden. Von unten beleuchtete Inverspflanzen müssen der Einwirkung einer 100-H. K.-Lampe in 1 m Entfernung 4 Stunden ausgesetzt werden, um beginnende Epinastie wieder rückgängig zu machen. Variiert man die Lichtintensität durch Entfernen der Lampe auf die Hälfte oder ein Viertel, so sind doppelte oder vierfache Beleuchtungszeiten nötig. Es gilt also das Reizmengengesetz. Der Phototropismus wirkt hier gegen Epinastie und Geotorsion. Werden Pflanzen am Klinostaten rotiert (Pflanzenachse in der Verlängerung der horizontalen Klinostatenachse), so wird im Dunkeln begonnene Epinastie mit 100-H. K., 1 m Entfernung, schon nach 50 Minuten unterdrückt. Diese Zeit änderte sich nicht wesentlich, wenn die Lampe auf 1,4, 2, 3 und 4 Meter entfernt wurde. Für die

Epinastie gilt also das Reizmengengesetz nicht. Wechsel von einseitiger Beleuchtung und Dunkelheit führt am Klinostaten zu ihrer Ausschaltung und Einschaltung. An Inverspflanzen wird also nur die Geotorsion kompensiert, was beweist, daß diese geotrope Tendenz auch während der Beleuchtung unverändert wirksam ist, im Gegensatz zur Epinastie, die durch sie ausgeschaltet wird.

Das Gesamtergebnis wäre demnach:

Das junge Blatt entfaltet sich epinastisch, ist noch nicht tropistisch reizbar. Sowie es tropistische Fähigkeiten gewinnt, schalten diese die Epinastie aus. Gänzliche Desorientierung schaltet die Epinastie wieder ein. Diese ist somit nicht autonom in dem Sinne, daß sie immer wirksam ist und nur durch Überwiegen der Tropismen überwunden und dadurch unsichtbar wird. Sie ist vielmehr durch Desorientierung induziert, wobei die geotrope Desorientierung die Hauptrolle zu spielen scheint. Bloßer Verlust einer Orientierungsmöglichkeit hat sie noch nicht zur Folge, daher kann sie auch durch einen Orientierungsfaktor wieder aufgehoben werden.

Das Versuchsergebnis gilt zunächst nur für *Coleus*. Es sind Versuche im Gange, die an einem Objekt durchgeführt werden, das im Gegensatz zu *Coleus* einen ausgesprochen negativen Blattstielgeotropismus besitzt. Erst sie werden lehren, inwieweit sich die Ergebnisse verallgemeinern lassen.

Nachdem noch Herr F. FEDDE-Berlin einige Bemerkungen über das Konservieren von Tieren und Pflanzen mit Benzol und Paraffin gemacht und einige tierische Präparate demonstriert hatte, wurde die Sitzung um 5 h 20′ geschlossen.

Der Abend war einem Ausflug aller drei Gesellschaften nach Godesberg vorbehalten. Um 6 Uhr trafen sich die Teilnehmer am Kaiserplatz und fuhren mit bestellten Wagen der elektrischen Bahn nach Godesberg hinaus. Zunächst wurde die Godesburg besucht und bei herrlicher Abendsonne der wunderbare Blick auf das wohlangebaute und dicht besiedelte Rheintal mit dem Siebengebirge im Hintergrunde genossen. Dann wanderte man auf der Rheinpromenade am Strom entlang bis zum Rheinhotel Dreesen, wo das Abendessen eingenommen wurde.

Am folgenden Vormittag, Donnerstag, den 31. Mai, wird die Sitzung um 9 h 15′ durch den Präsidenten Herrn H. FITTING eröffnet, der den Vorsitz an Herrn W. BENECKE-Münster abtritt. Dieser erteilt sogleich Herrn H. GRADMANN-Erlangen das Wort zu seinem Vortrage über die Bedeutung von Saugkraft und Wasserleitvermögen des Bodens für die Pflanze [s. S. (68)].

Hierauf hält Herr BRUNO HUBER-Freiburg einen Vortrag über „Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas" und berichtet dabei über Untersuchungen, die gemeinsam mit Dr. KARL HÖFLER-Wien ausgeführt wurden.

Die Wasserdurchlässigkeit des Protoplasmas wird an geeigneten Objekten nach der Geschwindigkeit des Plasmolyseeintrittes, d. h. der Volumänderung des Protoplasten in der Zeiteinheit bestimmt, wobei die beobachtete Volumänderung auf die Einheit des jeweiligen osmotischen Konzentrationsgefälles umgerechnet wird. Zuvor muß für jedes einzelne Objekt durch besondere Versuche sichergestellt werden, daß die Geschwindigkeit des Plasmolyseeintritts tatsächlich durch die Geschwindigkeit des Wasseraustritts aus dem Protoplasten, nicht durch den allmählichen Zutritt des Plasmolytikums begrenzt ist. Dieser Nachweis gelingt durch Vergleichsversuche in hoch- und niedrigmolekularen Plasmolytiken, besonders überzeugend außerdem bei *Salvinia* durch Vergleich verschieden großer Teilprotoplaste einer Zelle, wie sie in den langen Zellen der Wasserblätter dieser Pflanze bei Plasmolyse in stärker hypertonischen Lösungen aufzutreten pflegen.

Die bisher festgestellten Permeabilitätswerte (ausgedrückt durch die Volumänderung pro Minute und Grammolekül Konzentrationsdifferenz, wobei das Ausgangsvolumen gleich 1 gesetzt wird), liegen zwischen rund 0,1 (*Majanthemum bifolium*) und 10 (*Vallisneria spiralis*). Die Permeabilitätsschwankungen beim einzelnen Objekt sind verhältnismäßig gering: beobachtet wurde Permeabilitätserhöhung in $CaCl_2$-, gegenüber KNO_3-Lösungen bei *Salvinia*, Permeabilitätserniedrigung unter gleichzeitiger Viskositätssteigerung bei *Vallisneria* aus unbekannten Gründen nach längerer Versuchsdauer. Bei *Vallisneria* scheint die Wasserpermeabilität im Verlauf des Plasmolyseeintrittes abzunehmen.

Das bemerkenswerteste Ergebnis der Versuche ist die erstaunlich geringe Wasserdurchlässigkeit des Protoplasmas, es ist in überraschend hohem Maße wasserdicht. Berechnet man die Permeabilitätswerte von *Salvinia* auf die Einheit der Protoplastenoberfläche, so ergibt sich nur eine Durchtrittsgeschwindigkeit von 30 μ pro Stunde und Atmosphäre Druckdifferenz. Unter demselben Druckabfall läßt ein ein Meter langes Stück Laubholz eine Wassersäule von 100 cm Höhe filtrieren. Der Vortragende spricht sich allerdings gegen einen solchen Vergleich von Massenströmungen unter hydrostatischem Druckabfall und bloßen Diffusionsvorgängen aus und macht wahrscheinlich, daß die größten beobachteten

Permeabilitätswerte vielleicht schon durch die Diffusionsgeschwindigkeit begrenzt sein könnten. Wir stehen aber dann immerhin vor der Tatsache, daß gegenüber diesen theoretischen Höchstgeschwindigkeiten der Wasserdurchtritt unter Umständen bis auf ein Hundertstel herabgesetzt sein kann. Angesichts des hohen Wassergehaltes des Protoplasmas ist das eine erstaunliche Leistung, und der Vortragende neigt zur Ansicht, daß zur Erklärung dieser Tatsache die Ultrafiltertheorie allein nicht ausreicht, sondern daß besondere weitgehend wasserundurchlässige Plasmaschichten (entsprechend den Vorstellungen der Lipoidtheorie) die Wasserdurchlässigkeit regeln dürften.

Der Vergleich mit den bereits bekannten Permeabilitätswerten für andere Stoffe zeigt, daß die Durchlässigkeit für Wasser beispielsweise gegenüber der für Harnstoff, Kalisalpeter oder gar Zucker immerhin sehr hoch ist.

Eine ausführliche Arbeit über den Gegenstand wird später in den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik erscheinen.

Es folgt ein Vortrag von Herrn K. HÖFLER-Wien über Kappenplasmolyse [s. S. (73)].

Nun spricht Herr H. WALTER-Heidelberg über die Bedeutung des Sättigungszustandes für die CO_2-Assimilation. Der Vortrag wird in einem der nächsten Hefte unserer „Berichte“ erscheinen.

Nach einer Pause von 15 Minuten wird Herrn F. BRIEGER-Dahlem das Wort erteilt zu einer Mitteilung über Messungen der Wasseraufnahme der Wurzeln unversehrter Pflanzen. Der Vortragende bespricht den Bau eines Potometers, das erlaubt, die in dem Potometer enthaltene Flüssigkeit ohne Schwierigkeit daraus zu entfernen und durch eine andere zu ersetzen. Der Apparat ist so konstruiert, daß Temperaturschwankungen der Potometerflüssigkeit sowie Erschütterungen des Potometers und der darin befindlichen Pflanze möglichst vermieden werden. Das Auswechseln der Lösungen erfordert nur eine sehr kurze Zeit.

Mit Hilfe dieses Potometers wurde die Veränderung der Wasseraufnahme der Wurzeln unversehrter Pflanzen gemessen, die eintritt, wenn diese aus Wasser in eine Lösung eines Osmoticums oder umgekehrt aus einer Lösung in Wasser gebracht werden. Hierbei wurden folgende Feststellungen gemacht:

1. Unmittelbar nach der Ueberführung in die Lösung eines Osmoticums sinkt die Wasseraufnahme, um dann stetig wieder anzusteigen.

2. Die auf die Überführung folgende Hemmung der Wasseraufnahme ist proportional dem osmotischen Druck der Lösung, in die die Wurzel überführt wurde.

3. Die allmähliche Zunahme der Wasseraufnahme der Wurzel erfolgt um so schneller, je stärker die vorausgegangene Hemmung war, d. h. je konzentriertere Lösungen benutzt worden waren.

4. Die unter 2 und 3 konstatierten Gesetzmäßigkeiten gelten nur, wenn die Konzentration der Potometerlösung nicht so hoch war, daß die Lösung der Pflanze Wasser entreißt.

5. Unmittelbar nach der Überführung der Wurzel aus der Lösung einer osmotisch wirksamen Substanz in Wasser folgt ein plötzlicher Anstieg der Wasseraufnahme, der zuerst schnell, dann langsamer wieder abnimmt.

6. Die Höhe des plötzlichen Anstiegs hängt bis zu einem gewissen Grade von der Konzentration der Lösung des Osmoticums ab, in die die Wurzel tauchte, und ist um so größer, je größer diese war.

7. Damit konnte die folgende Grundgleichung des Wasserhaushaltes der Pflanze bewiesen werden: Die Wasseraufnahme einer Pflanze ist direkt proportional der Differenz zwischen ihrem Saugdruck und dem bei Wasseraufnahme zu überwindenden äußeren Widerstande, oder:

$$A = k\ (S - R^a).$$

8. Diese Grundgleichung ist nur dann gültig, wenn die Wurzel Wasser aus dem umgebenden Medium aufnimmt, aber nicht, wenn ihr Wasser entzogen wird.

9. Auf Grund der eben angegebenen Gleichung und mit Hilfe der oben beschriebenen Apparatur läßt sich eine Methode entwickeln, die es erlaubt, den Saugdruck einer Pflanze zu bestimmen. Wenn A_w die Wasseraufnahme einer Pflanze aus Wasser ist und $A_1, A_2 \,.\,.\, A_n$ die Wasseraufnahme unmittelbar nach der Überführung in osmotisch wirksame Lösungen, die der Wasseraufnahme die Widerstände $R_1, R_2 \,.\,.\,.\, R_n$ entgegensetzen, ist, dann kann man den Saugdruck dieser Pflanze nach der folgenden Formel bestimmen:

$$S = \frac{1}{n}\left[\frac{A_w\ R_1}{A_w - A_1} + \frac{A_w\ R_2}{A_w - A_2} + \frac{A_w\ R_3}{A_w - A_3} \cdots + \frac{A_w\ R_n}{A_w - A_n}\right]$$

10. Diese Methode der Bestimmung des Saugdruckes ist jedoch vorläufig nur eine Laboratoriumsmethode, die wohl theoretischen Wert, aber noch keine Bedeutung für ökologische Untersuchungen hat.

Die ausführliche Arbeit wird in den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik erscheinen.

Hierauf spricht Herr SEYBOLD-Utrecht über das Thema: Transpirationsmessungen der ökologischen Pflanzentypen auf energetischer Grundlage.

Von der Hauptthese ausgehend: Die quantitative Analyse der Wasserdampfabgabe pflanzlicher Systeme erfordert genaue Definition der physikalischen Zustände, die sich an diesem Vorgang beteiligen, wandte der Vortr. sich mit großer Schärfe gegen die willkürlichen, üblichen Messungen der Verdunstung. Ein Vergleich der Evaporation einer beliebigen Wasserschale und der Psychrometerdifferenz ist nicht zulässig, da diese in ruhiger und bewegter Luft schlechthin nicht ein Maß der Verdunstung ist. Beide Systeme unterliegen physikalischen Gesetzmäßigkeiten des Massen- und Energieaustausches, deren Analyse sehr schwierig ist. Eine Übertragung der Analyse auf die Transpirationssysteme ist durchaus nicht angängig ohne Beachtung der Zustandsbedingungen, denen das System unterliegt. Die Schwierigkeit der Analyse ist aber kein Grund, für ökologische Untersuchungen diese Zustände unbeachtet zu lassen, insofern sie Anspruch auf wissenschaftlichen Wert machen. MAXIMOVs Theorie ist auf Daten aufgebaut, deren Richtigkeit der Vortr. stark bezweifelt. Abgesehen von einer übereiligen Verallgemeinerung der Dürreresistenz sind MAXIMOVs Umrechnungen auf das Sättigungsdefizit, dem die Verdunstung proportional sein soll, bezogen, was unrichtig ist. Die ökologische Literatur hält aber bis zum heutigen Tag an dieser Auffassung fest. Für die Verdunstungsumrechnungen, welche die ökologischen Versuchsergebnisse bei Inkonstanz der äußeren Umstände immer erfahren müssen, ist die Kenntnis der Temperatur des Systems maßgebend, denn ganz allgemein kann man für das Psychrometer sagen, wenn man so will: Die Verdunstung erfolgt proportional dem „Sättigungsdefizit der Temperatur des feuchten Thermometers“, was mit dem eigentlichen Begriff des Sättigungsdefizits nichts zu tun hat. Mutatis mutandis gilt dasselbe für die Temperatur des Blattes. Außer der Beachtung der Blattemperatur ist die strukturelle Beschaffenheit des transpirierenden Organs von Wichtigkeit. Nun ergaben die physikalischen Untersuchungen, daß der Wind auf kleinste Poren von der Größenordnung der Stomata kaum oder keinen Einfluß hat, im Gegensatz zu größeren Flächen. Dieses Verhalten gibt neue Ausblicke für das Xerophytenproblem (s. Proc. Kon. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam, Februar 1928, Vol. 31, 2). Stomatäre und kutikuläre Transpiration folgen also hinsichtlich der Größenordnung ihrer Flächen anderen Gesetzen. Die kutikuläre Transpiration der

xeromorphen Strukturen wird durch Haarausbildung, Wachsbezüge u. dgl. vermindert oder herabgedrückt, die stomatäre erfährt im Winde keine Steigerung. Die xeromorphen Systeme erleiden im Winde keine Transpirationsteigerung im Gegensatze zu den Mesophyten und Hygrophyten, deren kutikuläre Transpiration den Gesetzen der Verdunstung freier, relativ großer Wasserflächen unterliegt.

Der einleitenden Darstellung, die die Grundlage für die eigentlichen Untersuchungen sein mußte, folgte in sehr gedrängter Weise die Ausführung über die energetischen Messungen. Mittels thermoelektrischer Temperaturmessungen (Galvanometerregistrierung) konnte der energetische Austausch, der die Wasserdampfabgabe begleitet, in Ruhe und Wind ermittelt werden. Kontrollversuche, die den Massenaustausch verfolgten (Wägeversuche), stehen mit den anderen in Einklang. Die Versuche zur Prüfung der MAXIMOVschen Theorie wurden in einem Raum mit konstanter Temperatur (30°) und einer ca. 35 v. H. relativen Feuchtigkeit ausgeführt, so daß alle Umrechnungen überflüssig wurden. Dabei hat sich herausgestellt, daß von einer absolut höheren Transpiration der Xeromorphen nicht gesprochen werden kann, vielmehr die „absolute“ Flächentranspiration, wie die „relative“ weitaus geringer ist als bei den Mesophyten und den Hygrophyten. Nach physikalischen Gesichtspunkten betrachtet ist auch ein anderes Verhalten nicht zu erwarten.

Die SCHIMPERsche Theorie der eingeschränkten Transpiration bei Xerophyten besteht somit zu vollem Recht, womit nicht gesagt sein soll, daß viele Pflanzen und Pflanzengruppen von SCHIMPER unrichtigerweise als xerophytisch angesehen wurden. Künftige Untersuchungen müssen von Fall zu Fall einzelne Pflanzenarten hinsichtlich ihrer Transpirationssysteme und ihrer Transpirationsmessungen erforschen.

Die scharfe Verteidigung der Theorie SCHIMPERs durch den Vortr. rief die lebhafteste Diskussion hervor. Die ausführliche Behandlung des Themas erfolgt in einem Kapitel des 2. demnächst erscheinenden Bandes der Monographien aus dem Gesamtgebiet der wissenschaftlichen Botanik (Die physikalische Komponente der pflanzlichen Transpiration).

Die Vormittagssitzung wird hierauf um 1 h 10′ geschlossen.

Am selben Tage, Donnerstag, beginnt pünktlich um 3 h eine Nachmittagssitzung, in der vom Präsidenten der Vorsitz an Herrn O. ROSENBERG-Stockholm übergeben wird.

Zunächst spricht Herr J. BUDER-Greifswald über „Den Bau des phanerogamen Sproßvegetationspunktes und seine Bedeutung für die Chimärentheorie“. Der Vortragende gibt an der Hand von Lichtbildern einen zusammenfassenden Bericht über die Anschauungen, die er sich unter der Mitarbeit seiner Schüler SCHMIDT, RÖSLER und ZIMMERMANN im Laufe der Jahre über den genannten Gegenstand gebildet hat.

Obwohl schon früh gegen die Histogentheorie HANSTEINs ernste Bedenken erhoben wurden, hat man an seinen Begriffen Dermatogen, Periblem und Plerom mit merkwürdiger Zähigkeit festgehalten. Sie sind zu einer klaren Beschreibung der histologischen Befunde nicht geeignet und müssen durch andere ersetzt werden. Was man in der Regel am Sproßvegetationspunkt der Phanerogamen unterscheiden kann, ist erstens ein System peripherer Dauerschichten, die Tunica, und zweitens das von dieser umschlossene zentrale Gewebe, das Corpus. Unter Tunica wird die Gesamtheit der Schichten verstanden, die sich im Laufe eines Schrittes (Plastochrons) niemals über dem Gipfel des Scheitels periklin aufteilen. Bis jetzt sind Pflanzen mit vier-, drei-, zwei- und einschichtiger Tunica bekannt geworden. Es gibt aber auch solche, denen die Tunica ganz fehlt (Koniferen). Für die Gesamtheit der Kormophyten ergibt sich die folgende Übersicht:

I. Wachstum mit Scheitelzellen.
II. Wachstum ohne Scheitelzellen.
  A. Corpus ohne Tunica.
  B. Corpus mit Tunica.
    a. Tunica einschichtig,
    b. Tunica zweischichtig,
    c. Tunica dreischichtig,
    d. Tunica vierschichtig.

Die neuen Einsichten in den Aufbau der Sproßvegetationspunkte führen zu Schlüssen über die phylogenetische Entwicklung der geschichteten Kegel, die von den üblichen — Ersatz der Scheitelzelle durch drei Initialen in übereinander liegenden Stockwerken — abweichen.

Die Ontogenie der Blätter zeigt große Mannigfaltigkeit. Wir kennen bisher solche, die sich nur aus der ersten Tunicaschicht ableiten, solche, an denen die erste und zweite, und solche, bei denen die erste, zweite und dritte Schicht beteiligt sind. Im letzten Falle kann der Anteil bei den verschiedenen Pflanzen verschieden sein. Selbst Arten derselben Gattung brauchen nicht dem gleichen Entwicklungsschema zu folgen.

Ganz abwegig ist die heut verbreitete Meinung, daß für Pflanzen, deren Blätter sich lediglich aus den beiden äußersten Schichten herleiten, diplochlamyde Periklinalchimären „unmöglich“ sind. Das bedeutet eine Verkennung des Begriffes der Periklinalchimäre. Vielmehr ist für die Existenzmöglichkeit polychlamyder Periklinalchimären lediglich die Zahl der Tunicaschichten des Hauptvegetationspunktes entscheidend und, sofern sie wuchsbeständig sind, der Modus der Achselknospenbildung. Ist die Tunica z. B. vierschichtig, so sind auch noch tetraplochlamyde Chimären denkbar. Freilich dürften sie kaum wuchsbeständig sein, da, soweit wir bisher wissen, die entscheidenden periklinen Teilungen, die zur Vorwölbung der Achselknospen führen, in der zweiten, dritten oder allenfalls vierten Schicht verlaufen. Selbst im letzten Falle würden also höchstens drei periphere Schichten unaufgespalten vorgewölbt. Daraus ergibt sich, daß hier höchstens triplochlamyde Chimären wuchsbeständig sein können.

Zum Schlusse ging der Vortragende noch kurz auf die *Crataegomespili* ein, an deren Periklinalchimären-Natur zu zweifeln nach seinen Befunden kein Grund vorliegt. Die dagegen erhobenen Einwände lassen sich entkräften und die einschlägigen scheinbar dagegen sprechenden Befunde zwanglos anderweit aufklären.

Der ausführliche Aufsatz erscheint an anderer Stelle.

Es folgt ein Vortrag von Herrn E. HEITZ-Hamburg über Geschlechtschromosomen bei gemischtgeschlechtlichen Pflanzen.

Nun ergreift Herr J. C. SCHOUTE-Groningen das Wort zu einer Mitteilung über den morphologischen Wert der Schuppen der Lepidocaryinenfrucht [s. S. (82)].

Hierauf erörtert Herr F. J. MEYER-Braunschweig die Begriffe „Stammeigene Bündel“ und „Blattspurbündel“ im Lichte unserer heutigen Kenntnisse von der Leitbündelanatomie. Im Hinblick auf die Fortschritte der anatomischen Forschung hielt der Vortragende es für notwendig, die genannten Begriffe auf ihre Brauchbarkeit hin zu prüfen. Die Betrachtungen beschränkten sich im wesentlichen auf das Tracheensystem, das durch Schnittserien und Infiltrationsversuche mit Tuschesuspension untersucht wurde. Die Angaben in den älteren Arbeiten von ADLER, STRASBURGER und ZIMMERMANN und die Untersuchungen des Vortragenden führen zu den folgenden Ergebnissen:

1. Es gibt im primären Zustande keine Tracheen, die dem Wurzelsystem und der epikotylen Achse gemeinsam angehören.

2. Es gibt keine Tracheen, die der Achse und einem Blatte gemeinsam angehören.
3. Innerhalb der einzelnen Organe bleibt die Länge der Tracheen hinter der des betreffenden Organes zurück.
4. Die Tracheen erfahren in ihrem Verlauf eine mehr oder weniger starke Durchmischung, so daß sie in aufeinander folgenden Internodien verschiedenen Leitbündeln angehören können.

Mit Rücksicht auf die Strukturverhältnisse und die für den Standpunkt des physiologischen Anatomen wichtige Tatsache, daß jede Tracheenquerwand dem Saftstrom einen beachtenswerten Widerstand entgegensetzt, ist nur die Trachee als Einheit erster Ordnung und das gesamte Leitbündelsystem als Einheit zweiter Ordnung zu betrachten, während das Leitbündel, das im Querschnitt als Einheit erscheint, in bezug auf die räumlichen Verhältnisse keine Einheit ist. Es gibt keine Leitbündel, welche im Leitbündelsystem eine Sonderstellung in bezug auf ihre Leistungsfähigkeiten einnehmen, und somit lassen sich auch nicht Blattspurbündel von stammeigenen Leitbündeln unterscheiden. (Der Vortrag erscheint in erweiterter Form in den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik, Bd. 69, S. 237—263.)

Schließlich spricht Herr R. JARETZKY-Kiel über Sammelchromosomen im Pflanzenreich.

Vortragender nimmt an, daß die Sammelchromosomenbildung im Pflanzenreich recht häufig in Erscheinung tritt. Es kann einmal zu einer Verschmelzung nur einiger weniger Chromosomen eines Chromosomensatzes kommen, oder es können auch alle äquivalenten Einheiten eines polyploiden Chromosomensatzes miteinander verschmelzen. Die letzte Erscheinung nennt Vortragender „verkappte Polyploidie“. Durch sie wird ein polyploides Individuum bzw. eine Rasse oder Art sekundär diploid. Die Verschmelzung der Chromosomen kann auch nur auf eine bestimmte Phase des Lebens beschränkt bleiben. So haben wir in der Metaphasenplatte der heterotypischen Teilung von *Empetrum hermaphroditum*, einer tetraploiden Form von *Empetr. nigrum*, nur 13 große Chromosomen; aber bereits in der Anaphase desselben Teilungsschrittes lockert sich die Bindung der homologen Einheiten, und wir erhalten 26 Chromosomen von normaler Größe. Bei *Bunias orientalis* erstreckt sich die Verschmelzung der homologen Chromosomen über die ganze meiotische Teilung, und erst in den somatischen Geweben gibt sich die Hexaploidie zu erkennen. Vortragender weist auf 2 ausgestellte Präparate hin, die seine Ausführungen voll bestätigen.

Viel häufiger als eine nur zeitweilig auftretende „verkappte Polyploidie" scheint nach dem Vortragenden die Verschmelzung während des ganzen Lebens einer Art erhalten zu bleiben. Er beobachtete nicht selten diploide Kerne, die in ihrer Größe tetraploiden oder gar hexaploiden nahe verwandter Arten glichen. Er führt an Hand einer Tabelle recht zahlreiche Beispiele hierfür an. Unter diesen Gesichtspunkten erscheint *Rumex acetosa* entgegen älteren Anschauungen als eine verkappte hexaploide Pflanze. Eine ausführlichere Abhandlung über den Gegenstand wird in den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik erscheinen.

Nach einer Pause von 5 Minuten berichtet Herr H. FITTING-Bonn zunächst in aller Kürze über die Entstehungsgeschichte der neuen Gewächshausanlage im Bonner Botanischen Universitätsgarten. Schon bei seiner Berufung nach Bonn im Jahre 1912 waren sämtliche Häuser völlig veraltet und in Verfall begriffen. Die zwingende Notwendigkeit einer vollständigen Erneuerung des ebenfalls ganz unzulänglichen Instituts mußte aber zunächst leider den Wunsch auch nach durchgreifenden Änderungen im Garten zurückdrängen. Die Zeit der fremden Besatzung nach dem Kriege, währenddessen die Gewächshäuser immer weiter zerfielen und infolge ihrer Unwirtschaftlichkeit bei der Kohlennot zu einer schweren Sorge wurden, ermöglichte es erfreulicherweise, einen völligen Neubau der Häuser bei der Regierung durchzusetzen, die damals geneigt war, durch Ausführung notwendiger Bauten, auch im Bereiche der Universität Bonn, ihr warmes Interesse für das notleidende Rheinland sichtbar zu bekunden. So ist in Bonn nach dem Muster der Häuser im Frankfurter Palmengarten, in München-Nymphenburg, Heidelberg und Freiburg i. Br. während der Jahre 1923—26 eine aus 14 Abteilungen bestehende, ganz neue Gewächshausanlage entstanden mit etwa 2800 qm Gesamtgrundfläche (einschließlich des mit den Häusern verbundenen, umgebauten Pförtnerhauses und des neuen Wirtschaftsgebäudes, das außer der Zentralheizung Aufenthaltsräume für das Gartenpersonal, eine Werkstatt und Lagerräume für gärtnerische Bedürfnisse umschließt) und mit ungefähr 2000 qm verglaster Grundfläche. Der Kostenaufwand der Anlage betrug etwa 460000 RM.

Die neuen Häuser, die in kombinierter Holz- (Pitchpine-) Eisenkonstruktion, und zwar so erbaut sind, daß nirgends das Eisen mit der kalten Außenluft in Berührung kommen kann, dürfen nach formaler und konstruktiver Durchbildung zurzeit als die modernste Anlage mittlerer Größe in Deutschland bezeichnet werden. Bezüglich aller technischer Einrichtungen und aller Erfahrungen, die bei dem Bau gemacht worden sind, konnte Herr FITTING auf das

inzwischen erschienene Buch des mit der Bauleitung beauftragten und nachher in die Bauabteilung des preuß. Finanzministeriums versetzten Reg.-Baurats Dr.-Ing. G. LAMPMANN „Der Gewächshausbau“, Berlin, Verlag WILH. ERNST & SOHN (1927), verweisen. Die Lektüre dieser Schrift sei jedem dringend zu empfehlen, der künftig Gewächshäuser für wissenschaftliche Zwecke zu bauen habe. Darin ist auch eine eingehende, von vielen Bildern und Plänen begleitete Baubeschreibung der Bonner Anlage zu finden[1]).

An Hand von Plänen und einem Modell erläuterte Herr FITTING alsdann kurz Lage und Einrichtung der Häuser; bemerkenswert ist, daß in der Anlage erstmalig auch eine besondere Abteilung für die tropischen Mangrovepflanzen vorgesehen worden ist. Den Häusern vorgelagert worden sind: ein großes heizbares, aber nicht verglastes Wasserbecken von quadratischer Form für subtropische Wasserpflanzen, sowie zwei heizbare und zwei nicht heizbare Frühbeete. Die neuen Häuser hätten sich bisher selbst in dem sehr kalten Winter 1927/28 recht gut bewährt, wie der ausgezeichnete Zustand der Pflanzenkulturen beweisen werde. —

An den Vortrag schloß sich ein Rundgang durch die Häuser und durch den Botanischen Garten, der im Jahre 1818 aus dem sehr geräumigen herrlichen Park des Poppelsdorfer Schlosses hervorgegangen ist. Im Freiland wurden besonders die ebenfalls in den letzten Jahren entstandenen neuen Anlagen besichtigt: so das Alpinum, die große Steinterrasse für Xerophyten in geschützter sonniger Lage vor dem Schloß, die zwischen den Gewächshäusern und Schloß hergestellten Quartiere zur Aufnahme der Kalthauspflanzen nach pflanzengeographischen Gesichtspunkten, die Farn- und Schattenpflanzengruppe, das große Becken für einheimische Wasserpflanzen sowie die Gruppen der offizinellen und Giftpflanzen.

Am Abend folgten die Angehörigen der drei botanischen Gesellschaften und zahlreiche Mitglieder der rheinländischen naturwissenschaftlichen Vereine der Einladung der Stadt Bonn zu einem Rheinischen Abend, der in der großen schönen Beethovenhalle veranstaltet wurde. Das Fest wurde eröffnet durch eine Begrüßungsansprache des Herrn Beigeordneten Dr. MEYER, und ihr folgten noch zahlreiche andere humorgewürzte Reden. Ein vorzügliches Orchester ließ fröhliche Weisen erklingen; vor allem aber wurden wir erfreut durch Aufführungen, Vorträge und Tänze, die von Mitgliedern der besten bürgerlichen Gesellschaft Bonns auf der

---

1) Desgl. im Zentralblatt der Bauverwaltung, 47. Jahrg., 1927, Nr. 35, 1927, S. 437 ff.

Bühne vorgeführt wurden und uns Proben gaben von echt rheinischem Frohsinn und urwüchsigem Humor. Ein guter Tropfen sorgte überdies weiterhin für Erhöhung der Stimmung, und so wurde es manchem schwer, frühzeitig aufzubrechen.

Der Beginn der Sitzung am folgenden Tage, Freitag, dem 1. Juni, zögerte sich daher aus begreiflichen Gründen etwas hinaus. Erst um 9 h 30′ eröffnete der Präsident die Sitzung, deren Leitung er Herrn O. RENNER-Jena übertrug.

Die Reihe der Mitteilungen wurde eröffnet von Frl. E. SCHIEMANN-Berlin, die über Chromosomenzahlen in der Gattung *Aegilops* sprach [s. S. (107)].

Es folgte ein Vortrag von Herrn F. OEHLKERS-Tübingen über Chromosomenbindung und Genetik bei *Oenothera*.

Hierauf berichtete Herr H. GAMS-Wasserburg über den allrussischen Kongreß im Januar 1928 und den Stand der pflanzengeographischen Kartierung Rußlands [s. S. (124)].

Als Letzter sprach Herr H. WALTER-Heidelberg über die Preßsaftgewinnung aus Pflanzengeweben. Auch diese Mitteilung wird in einem der nächsten Hefte unserer „Berichte“ veröffentlicht werden.

Damit war das Programm der wissenschaftlichen Sitzungen erschöpft. Der Präsident, Herr H. FITTING, schloß um 11 h 40′ die Generalversammlung, indem er allen Vortragenden den besten Dank für ihre inhaltsreichen Mitteilungen aussprach und dem Wunsche Ausdruck gab, daß alle Teilnehmer angenehme und freundliche Erinnerungen an das Rheinland in die Heimat mitnähmen.

Für die Teilnehmer an den Exkursionen, die sich an die Tagung anschlossen und gemeinsam mit den Mitgliedern des naturhistor. Vereins der Rheinlande und Westfalens unternommen wurden, fanden sogleich im Anschluß an die letzte Vormittagssitzung, um 12 h, im Hörsaal des Botanischen Institutes der Landwirtschaftlichen Hochschule zwei Einführungsvorträge statt. Zunächst gab der Vertreter der Geologie an der Universität Bonn, Herr Professor Dr. O. WILCKENS, einen Überblick über den geologischen Aufbau der Eifel. Darauf schilderte Herr F. ROTH-Bonn die Vegetation der Eifel mit besonderer Berücksichtigung des Exkursionsgebietes und unter Vorführung zahlreicher, z. T. farbiger Naturaufnahmen.

Am Nachmittag desselben Tages fand die erste, halbtägige Exkursion nach Linz und der Erpeler Ley statt.

Um $^1/_2$3 Uhr wurden die Tagungsteilnehmer von einem Sonderdampfer aufgenommen, der sie rheinaufwärts bis Unkel brachte. Von diesem alten Rheindorf auf dem rechten Flußufer wurde ein Spaziergang nach Linz gemacht. Die Führung hatte unser Mitglied Herr Studienrat Dr. ROTH vom Naturhistorischen Verein der preuß. Rheinlande und Westfalens übernommen. Nach einem kurzen Weg durch die Felder ging es die steilen Halden der Erpeler Ley hinauf, deren Vegetation den Charakter einer Steppenheide hat. Trotz bedecktem Himmel konnte man oben die prachtvolle Fernsicht, im Osten den Westerwald, am westlichen Horizont die Konturen der Eifel und zu Füßen das Rheintal nach Süden hinauf, nach Norden weit hinunter genießen. Auf bequemerem Wege, an Weinbergen vorüber zog man hinab nach Linz, wo noch ein Rundgang durch die malerischen Gassen und Tore des alten Städtchens gemacht wurde, und bestieg gegen 8 Uhr wiederum das Schiff. Der Abend schenkte uns einen wundervollen Sonnenuntergang. Nach angenehmer Heimfahrt traf man um 10 Uhr wieder in Bonn ein.

Die Tagung fand ihren Abschluß in einer zweitägigen Eifel-Exkursion.

Am Sonnabend Morgen, den 2. Juni, brachten zwei Auto-Omnibusse die Teilnehmer nach Iversheim. Bei der regen Beteiligung war es gut, daß man in mehreren Gruppen unter ortskundiger Führung der Herren ANDRES, Dr. IVEN und Studienrat Dr. ROTH aus Bonn dem Wanderziel des ersten Tages Urft zustreben konnte. Auf den für die Nordeifel typischen trocknen Kalktriften war u. a. eine große Anzahl von Orchideenarten in Blüte, wozu die im Vormonat niedergegangenen starken Regen das ihre beigetragen hatten. An einzelnen Stellen wurden Bestandsaufnahmen gemacht, und so sah man lange Schlangen im Gänsemarsch über die fast baumlosen Hügelketten ziehen. Trotz des strahlend blauen Himmels war es bei leichtem Ostwind auch während der Mittagsstunden angenehm zu wandern. Nachdem auch noch die in einem Kalkmassiv befindliche große „Kakushöhle“ eingehend besichtigt und fachkundlich erläutert worden war, traf die Exkursion gegen $^1/_2$7 Uhr in der Bahnstation Urft ein, von der aus das Endziel des Tages Gerolstein mit der Eisenbahn erreicht wurde. Nach gemeinsamem Abendbrot blieb man noch lange gesellig zusammen. Am Sonntag Morgen legte man die Strecke bis Daun mit der Bahn zurück und wanderte dann gemächlich zu dem Gemünder, Weinfelder und Schalkenmehrer Maar. Die eigenartige landschaftliche Schönheit dieser Kraterseen nahm, womit die Führung schon gerechnet

hatte, die meisten so in Anspruch, daß der zweite Wandertag eine Erholung von den Anstrengungen der Bonner Tagung mit ihren Dauersitzungen brachte.

In die Anwesenheitsliste hatten sich folgende Mitglieder eingetragen:

ANDRÉ, H. (Köln).
ANDRES, H. (Bonn).
APPEL, O. (Berlin-Dahlem).
BACHMANN, F. (Leipzig).
BAVENDAMM, W. (Tharandt).
BENECKE, W. (Münster i. W.).
BOAS, F. (Weihenstephan).
BODE, H. R. (Bonn).
BREDEMANN, G. (Hamburg).
BRIEGER, F. (Berlin-Dahlem).
BUDER, J. (Greifswald).
BURGEFF, H. (Würzburg).
COLLANDER, R. (Helsingfors).
DAHM, P. (Bonn).
DIELS, L. (Berlin-Dahlem).
DRUDE, O. (Dresden-Bühlau).
ESDORN, I. (Hamburg).
FEDDE, F. (Berlin-Dahlem).
FIRBAS, F. (Frankfurt a. M.).
FISCHER, HUGO (Berlin).
FITTING, H. (Bonn).
FLIEG, O. (Ludwigshafen).
FRIESEN, G. (Braunschweig).
FUNEK, E. (Remagen).
FUNK, G. (Gießen).
GAMS, H. (Wasserburg a. B.).
GASSNER, G. (Braunschweig).
GÄUMANN, E. A. (Zürich).
GISTL, R. (München).
GLEISBERG, W. (Pillnitz).
GRADMANN, H. (Erlangen).
GRAEBNER, P. (Münster i. W.).
v. GUTTENBERG, H. (Rostock).
HANNIG, E. (Münster i. W.).
HARDER, R. (Stuttgart).
HARTHEMA, A. M. (Wageningen).
HASPER, E. (Darmstadt).
HASSEBRAUK, K. (Braunschweig).
HEIL, H. (Darmstadt).
HEITZ, E. (Hamburg).
HERRIG, F. (Berlin).
HEUBÜLT, J. (Münster).
HIRMER, M. (München).
HÖFLER, K. (Wien).
HÖSTERMANN, G. (Berlin-Dahlem)
HUBER, B. (Freiburg i. B.).
HUNGER, F. W. T. (Amsterdam).
IRMSCHER, E. (Hamburg).
JAHN, E. (Hann.-Münden).
JARETZKY, R. (Kiel).
KEISSLER, K. (Wien).
KLEBAHN, H. (Hamburg).
KLEIN, E. J. (Luxemburg).
KLENCKE (Essen-Ruhr).
KNIEP, H. (Berlin).
KOLBE, R. W. (Berlin-Dahlem).
KOERNICKE, M. (Bonn).
KOTTE, W. (Freiburg i. B.).
KRUMBHOLZ, G. (Geisenheim).
KUGLER, H. (Gießen).
KURSCHAT, M. (Altona).
LAIBACH, F. (Frankfurt a. M.).
LEHMANN, E. (Tübingen).
LEISERING, B. (Berlin).
LILIENSTERN, M. (Petersburg [Leningrad]).
LORBEER, G. (Freiburg i. B.).
LOSCH, H. (Limburgerhof).
LUDWIGS, K. (Berlin).
MATTFELD, J. (Berlin-Dahlem).
MELCHIOR, H. (Berlin-Dahlem).
MEVIUS, W. (Münster i. W.).

MEYER, F. J. (Braunschweig).
MOOG, H. (Geisenheim).
MOTHES, K. (Halle).
MÜNCH, E. (Tharandt).
MUTH, F. (Geisenheim).
NIEMEYER, L. (Bernkastel).
NOACK, KONRAD L. (Eberswalde).
NOACK, KURT (Erlangen).
OEHLKERS, F. (Tübingen).
OLTMANNS, F. (Freiburg i. B.).
OPPENHEIMER, H. (Sichron-Jacob).
PFEIFFER, H. (Bremen).
PORT, J. (Berlin).
PULLE, A. A. (Baarn-Utrecht).
RABBAS, P. (Leverkusen).
RABIEN, H. (Braunschweig).
RAWITSCHER, F. (Freiburg i. B.).
RENNER, O. (Jena).
ROBERG, M. (Münster).
ROSENBERG, O. (Stockholm).
ROTH, F. (Bonn).
RÜBEL, E. (Zürich).
SANDT, W. (München).
SCHAFFNIT, E. (Bonn).
SCHEIBE, A. (Berlin-Dahlem).
SCHELLENBERG, G. (Göttingen).
SCHIEMANN, E. (Berlin-Dahlem).
SCHMIDT, E. W. (Klein-Wanzleben).
SCHMUCKER, TH. (Göttingen).
SCHOUTE, J. C. (Groningen).
SCHUMACHER, W. (Bonn).
SEYBOLD, A. (Utrecht).
SIERP, H. (Köln).
SIMON, S. V. (Bonn).
VAN SLOGTEREN, E. (Lisse, Holland).
SNELL, K. (Berlin-Steglitz).
SONDER, CHR. (Oldesloe).
STARK, P. (Frankfurt a. M.).
STAUDERMANN, W. (Höchst a. M.).
STOCKER, O. (Bremerhaven).
STOLLEY, I. (Freiburg i. B.).
STOMPS, TH. J. (Amsterdam).
TIEGS, E. (Berlin-Dahlem).
TISCHLER, G. (Kiel).
TOBLER, F. (Dresden).
TOBLER, G. (Dresden).
TROLL, W. (München).
WALTER, H. (Heidelberg).
WEBER, U. (Würzburg).
WENT, F. A. F. C. (Utrecht).
WERTH, E. (Berlin-Dahlem).
V. WETTSTEIN, F. (Göttingen).
WIELER, A. (Aachen).
WINKELMANN, A. (Berlin-Dahlem).
WYNEKEN, K. (Leer, Ostfriesl.).
ZILLIG, H. (Bernkastel).
ZIMMERMANN, W. (Tübingen).
ZOLLIKOFER, C. (Zürich).
ZYCHA, H. (Bonn).

Als Gäste nahmen an den Verhandlungen teil folgende Damen und Herren: APPEL, S. O. (Gießen); ASLANDER (Berlin-Dahlem); BERNBECK (Neustadt a. d. Aisch); BERNHEIM (Köln-Fürth); BONRATH (Leverkusen); BRAMBRING (Bonn); BRAUN (Berlin-Dahlem); BREDEMANN, Frau (Hamburg); DANNEMANN (Bonn); DIETRICH (Wiesbaden); DOUNIN, M. (Moskau); EBBECKE (Bonn); ENGEL, H. (Münster i. W.); ESSMANN (Weihenstephan-Freising); FRANKE, M. (Radebeul b. Dresden); GANTE (Geisenheim); GILDEMEISTER, E. (Goslar); GLAIRACH (Köln); GÜNTHER, H. (Berlin-Steglitz); HAMANN

(Greiz); HANSEN (Münster i. W.); HAUPT (Hasenberg, Ostpr.); HAUSS, HERTHA (Köln); HEITLER, E. (Köln); HENKEL (Bonn); HEUSLER (Dillenburg); HIRMER, KLARA (München); IVEN (Bonn); JÄGER (Essen); JUNKER, H. (Hamburg); KACZMAREK, A. (Naumburg a. S.); KAURP (Bonn); KOLTERMANN (Stettin); LASKE (Breslau); LAUFFS (Aachen); LEHMANN, R. (Uerdingen a. Rh.); VAN DEN LEK (Wageningen); LEMBKE (Malchow); LITSCHKE (Köln); LÜDI (Bern); MAURY, C. (Barmen); MES, M. (Baarn, Holland); MÜLLER, LENE (Mannheim); NEUWIRTH, FR. (Prag); V. OETTINGEN, H. (Grünhof [Stettin]); PFAFF (Höchst a. M.); PHILIPPSON, ALFRED (Bonn); PILZ (Bonn); ROHWEDER (Bernburg); ROHWEDER (Kiel); VAN ROODENBURG, J. (Baarn, Holland); ROTHE, G. (Stade); SCHMIDT, K. W. (Köln); SCHÖNBERG (Wiesbaden); SCHULZ (Barmen); SCHUSTER (Berlin); SENHUPTA (Heidelberg); STAHEL, G. (Paramaribo); STARK, LISELOTTE (Frankfurt a. M.); STEINHOFF (Köln); STEUSDORFF (Höchst); VAN VLOTEN, H. (Wageningen, Holland); VAN VLOTEN-VAN DEN BERGH (Wageningen); VOGEL (Bonn); WALTER, E. (Heidelberg); WARÉN, H. (Turku); WERNECK (Linz a. D.); WERRINGLOER (Gelsenkirchen); WESTERDYK (Baarn, Holland); WIEBEN, M. (Bonn); WOLF (Sinzig); WOLTERECK, Ilse (Bonn).

H. FITTING,
Präsident.

B. LEISERING,
Schriftführer.

Rechnungsablage für das Jahr 1927 (in Reichsmark).

Schlußrechnung am 31. Dezember 1927.

Vermögen	RM.	Pf.	Lasten	RM.	Pf.
Postscheck-Konto	433	09	Übertrags-Konto (Schlußhefte Bd. 45)	4 451	38
Kassen-Konto	32	50			
Bank-Konto	138	—	Übertrags-Konto (Wertpapiere, alt)	3 625	90
Sorten-Konto	56	05			
Effekten-Konto	19 580	30	Rücklagen		
			Eiserner Fonds 5 000.—		
			Wertpapiere, neu 7 162,66	12 162	66
	20 239	94		20 239	94

Gewinn- und Verlustrechnung am 31. Dezember 1927.

Soll	RM.	Pf.	Haben	RM.	Pf.
Berichte-Konto	5 546	17	Beitrags-Konto	26 912	78
Übertrags-Konto (Schlußhefte Bd. 45)	4 451	38			
Verwaltungs-Konto	3 318	49			
Effekten-Konto	1 434	08			
Rücklagen					
Eiserner Fonds 5 000,—					
Wertpapiere, neu 7 162,66	12 162	66			
	26 912	78		2[illegible] 12	78

Sonstiges.

Bestand an Lagerbänden der Berichte		5 000,—	RM.
Inventar	1 884,30		
(abzgl. 25 %) =	471.—	1 413,30	„
Stiftung für das KÖHLREUTER-Denkmal (Wertpapiere)		32,55	„
RUD.-MARLOTH-Stiftung (Wertpapiere)		35,70	„
KARL-HEINZ-THOST-Stiftung (Wertpapiere)		122,75	„

Berlin-Dahlem, den 13. Mai 1928.

Der Schatzmeister:
(gez.) E. TIEGS.

Geprüft und richtig befunden:

Berlin-Dahlem, den 15. Mai 1928.

(gez.) R. KOLKWITZ. (gez.) R. W. KOLBE.

Voranschlag für das Jahr 1928 (in Reichsmark).

Soll		RM.	Pf.	Haben		RM.	Pf.
Berichte-Konto		18 000	—	Beitrags-Konto		18 000	—
Verwaltungs-Konto				Berichte-Konto			
Vergütungen . .	1 800,—			Verkauf . . .	6 000,—		
Drucksachen . .	800,—			Anzeigen . .	1 500,—	7 500	—
Bürobedarf . .	600,—						
Port. f. Schriftwechs.	500,—						
Generalversammlg.	800,—						
Einrichtung . .	400,—						
Verschiedenes .	1 100,—						
Unvorhergeseh. .	1 500,—	7 500	—				
		25 500	—			25 500	—

Alle Posten sind übertragbar.

Berlin-Dahlem, den 13. Mai 1928.

Der Schatzmeister:
(gez.) E. Tiegs.

Geprüft und richtig befunden:

Berlin-Dahlem, den 15. Mai 1928.

(gez.) R. Kolkwitz. (gez.) R. W. Kolbe.

Mitteilungen.

(I.) Fritz von Wettstein: Über plasmatische Vererbung und über das Zusammenwirken von Genen und Plasma.

Wenn wir uns die Aufgabe stellen, einen kurzen Überblick darüber zu geben, was wir gegenwärtig über plasmatische Vererbung und über das Zusammenwirken von Genen und Plasma wissen, so ist es wichtig, zuerst die Situation darzustellen, die für die Kenntnis der Kernvererbung für uns gegeben ist. Die Hypothesen, die bei der Wiederentdeckung der MENDELschen Gesetze bereits aufgestellt wurden, haben sich zu einer festgefügten Chromosomentheorie der Vererbung verdichtet. Es ist heute bewiesen, daß diejenigen Erbelemente, deren Verteilung den Spaltungsgesetzen folgt, die Gene, in den Chromosomen gelagert sind. Als Beweis gilt die vollständige Parallelität des Verteilungsmodus der Gene und der Chromosomen, sowie die Beobachtungstatsachen, die sich aus dem Nichtauseinanderweichen (Nondisjunction) und aus Heteroploidie-Versuchen ergaben. Gerade abweichende Verteilungsarten der Chromosomen haben sich als stärkste Beweispunkte werten lassen. Aus der Lokalisation der Gene in den Chromosomen folgen dann bestimmte Beziehungen der Gene untereinander, die als Koppelungen bekannt sind. Durch folgerichtige Auswertung dieser Erscheinung der Koppelung ist an dem brauchbarsten Versuchsobjekt, an *Drosophila*, der Beweis einer bestimmten räumlichen Anordnung, gewöhnlich als lineare Anordnung bezeichnet, geführt worden. Er läßt sich sowohl aus der Crossing-over-Vorstellung MORGANs als auch aus der Konversions-Vorstellung WINKLERs ableiten und wird gesichert durch Deficiency-Experimente, wie sie in letzter Zeit vor allem von STERN an dem Y-Chromosom von *Drosophila* analysiert wurden. Gerade diese Experimente sind unabhängig von einer der oben erwähnten Hypothesen der Austauscherscheinung und haben darum ihren besonderen Wert. Es konnte zwar an keinem botanischen Objekt eine Gen-Analyse ähnlich weit vorgetragen werden, daß sie selbständig beweiskräftig wäre. Es sind aber auch keinerlei Widersprüche gegen die Vorstellung der linearen Anordnung

bisher gefunden worden. Hier auch auf botanischem Gebiete selbständiges Beweismaterial beizubringen, ist eine dringende Aufgabe intensiver Arbeit an den wenigen dafür günstigen Objekten. Die Chromosomentheorie steht als so gefestigtes Gebäude da, daß von ihr ausgehend sich bestimmte Voraussagen über die Gen-Verteilung auch dann machen lassen, wenn es sich um abweichende Vorgänge handelt, wie Störungen der Reduktionsteilung von Bastarden oder das Unvermögen der Chromosomenpaarung. Dies haben in letzter Zeit besonders CORRENS, FEDERLEY, ROSENBERG u. a. betont.

Mit der Klärung der Lokalisationsfrage ist der Verteilungsmechanismus für die Gene zurückgeführt auf die Kernteilungsvorgänge. Eine Kausalanalyse dieses Verteilungsmechanismus muß daher von einer Erfassung der Kernteilungsmechanik, den Ursachen der Chromosomenverteilung ausgehen. Wenn wir als Vererbung den Vorgang bezeichnen, der dazu führt, daß Eltern und Kinder einander gleichen, also immer wieder mit der gleichen genetischen Ausrüstung ihre Entwicklung beginnen können, so ist dieser Vorgang unter Verknüpfung mit der Gen-Lokalisation für die Kerngene jetzt besonders im Mechanismus der Kernteilung zu suchen. Eine Physiologie der Vererbung muß daher meiner Ansicht nach jetzt von einer Kausalanalyse der Kernteilungsvorgänge im weitesten Sinne ausgehen.

Nach Feststellung der spaltenden Gene, nach Lösung der Lokalisationsfrage steht jetzt das Interesse an der Gen-Wirkung im Vordergrund, und damit beginnt das Gebiet der Entwicklungsphysiologie, der Zusammenhänge, die von gegebener Gen-Ausrüstung der Keimzelle zum fertigen Organismus führen. Daß wir in dem Fragenkomplex nach der Gen-Wirkung noch nicht weit gekommen sind, ist verständlich. Ansätze sind aber reichlich vorhanden. Ein wesentlicher Punkt ist die Feststellung, daß die Gen-Wirkung in vielen Fällen der Gen-Quantität proportional ist. Dies geht aus einer großen Zahl von Heteroploidie-Experimenten hervor. Für die Feststellung der Art der Proportionalität im Einzelfall sind freilich erst Ansätze vorhanden. Nachdem aber andererseits die Gen-Wirkung bei normalen Allelomorphenpaaren oft in quantitativen Unterschieden besteht, bricht sich immer mehr die Überzeugung Bahn, daß die Allelomorphenpaare, die multiplen mit eingeschlossen, vielfach nur quantitative Abstufungen ein und desselben Genes sind. Ob und inwieweit dies allgemein gilt, bleibt abzuwarten.

Schließlich ist ein drittes Problem von vielen Seiten meist theoretisch mitunter auch experimentell bearbeitet, die Frage nach der Gen-Veränderung, den Mutationen. Daß Veränderungen auftreten, steht nicht mehr zur Diskussion, nur ihre Ursachen sind ungeklärt. Daß diese in äußeren Bedingungen zu suchen sind, daß keine autonomen Umänderungen der Gene erfolgen, wird immer wahrscheinlicher. Den ersten wohl erfolgreichen Versuch einer gewollten Gen-Abänderung brachten die Experimente von CORRENS an Geschlechtsrealisatoren von *Melandryum*. Über umfangreiche willkürliche Gen-Veränderungen mit Hilfe von Röntgenstrahlen berichtete unlängst MULLER. Doch ist die Frage derzeit eher erst angeschnitten als auf dem Wege zur Lösung, besonders wenn man dabei nicht nur überhaupt Veränderungen, sondern vor allem für die natürliche Entwicklung brauchbare im Auge hat.

Das Ergebnis dieser Betrachtung über die Kerngene zeigt den ganz großen Fortschritt, den ihre Kenntnis erreicht hat. Das Lokalisationsproblem ist gelöst, und daß die anderen Fragen überhaupt exakt bearbeitet werden können, zeigt am besten das bisher Erreichte. In diesem Augenblick der Situation ist die Besinnung besonders wichtig, ob wir in der Gesamtheit der Gene, im Genotypus, tatsächlich die erbliche Konstitution der Organismen erschöpfend erfaßt haben. Die Beantwortung dieser Frage ist nicht nur für die Vererbung wichtig, sondern ebensosehr für die Durchbrechung der Vererbungsvorgänge, der Abänderung des Erbgutes, auf der ja die Kausalanalyse der Abstammungslehre beruht. Diese Frage wollen wir jetzt an dem vorliegenden Tatsachenmaterial prüfen.

Wenn wir nach Konstitutionselementen außerhalb des Kernes fragen, so kommt natürlich nur das Zytoplasma in Betracht. Auch kann die Frage nur lauten, ob außer im Kern auch noch andere genetische Elemente im Plasma vorhanden sind. Die Frage ist so alt wie die Genetik überhaupt. So hat sie z. B. auch schon STRASSBURGER 1884 hier an dieser Stätte aufgeworfen. Wenn wir aber erst in der letzten Zeit etwas mehr experimentelles Material zur Verfügung haben, so liegt das an den methodischen Schwierigkeiten. Sie wurden erst erträglich, nachdem der Mendelismus die Kreuzungsmethoden verfeinert hatte. Wir wollen jetzt kurz die wichtigsten experimentellen Tatsachen, die für eine Vererbung außerhalb des Kernes sprechen, behandeln. Eine Einschränkung ist aber aus Zeitgründen geboten. Es ist allgemein bekannt, daß der erste Nachweis einer Vererbung außerhalb des Kernes durch CORRENS 1909 für Eigenschaften der Plastiden

geführt wurde. Die Erscheinung der Weißbuntheit ist seither in ihrer ganzen Vielförmigkeit und Kompliziertheit oft Gegenstand der Untersuchung und Zusammenfassung gewesen, zuletzt bei CORRENS 1927. Ich möchte hier darum von der Behandlung dieser Fragen absehen. Wir können das umfangreiche Gebiet in dieser Weise am leichtesten begrenzen, weil für die Plastiden als Plasmaeinschlüsse die Befunde eher erweitert werden können, wenn für das eigentliche Zytoplasma der Beweis eines unabhängigen genetischen Inhaltes erbracht werden kann.

Die experimentellen Untersuchungen, die für ein zunächst unabhängiges, genetisch differenziertes Plasma, ein Plasmon, wie ich es nannte, sprechen, gehen meistens von der reziproken Verschiedenheit der Bastarde aus. Unter der Annahme, daß durch die männliche Keimzelle nur oder vorwiegend Kernsubstanz übertragen wird und das Zytoplasma der Zygote nur von dem einen Elter, der Mutter stammt, müssen bei Verschiedenheit der Plasmen reziprok verschiedene Bastarde auftreten. Eine zweite Gruppe von Beweisen könnte sich aus Merogonie-Versuchen ableiten lassen. An Pflanzen wurden neben nachzuprüfenden Angaben von JONES an *Digitalis* die ersten und genauest analysierten Beobachtungen an Artkreuzungen in der Gattung *Epilobium* von LEHMANN und seiner Schule, besonders SCHWEMMLE, einerseits und von RENNER, KUPPER und deren Schule andererseits gemacht. Nachdem schon RENNER und KUPPER für die reziproke Verschiedenheit eine verschiedene Plasmakonstitution verantwortlich gemacht hatten, erfolgte in letzter Zeit eine sehr eingehende Behandlung der Frage durch LEHMANN und vor allem SCHWEMMLE. Wir legen uns zuerst das Tatsachenmaterial vor, auf die Deutungen komme ich später zurück.

An den verschiedensten Bastarden in der Gattung *Epilobium* treten vorwiegend dann reziproke Unterschiede auf, wenn der eine Elter *Epilobium hirsutum* oder *parviflorum* ist, zwei nahe verwandte Arten. Die reziproken Unterschiede der Kreuzungen dieser Arten mit anderen finden sich an vegetativen Organen, Blattbreite, Verzweigung, Ausbildung der Stengelspitze, ob nickend oder aufrecht, aber auch in der Größe der Petalen, der Antheren und vor allem im Fertilitätsgrad, also der Ausbildung von Samen pro Kapsel. Wir wählen als Beispiel die bestuntersuchte Verbindung *E. parviflorum* ♀ × *roseum* ♂ und umgekehrt. *Parviflorum* ♀ × *roseum* ♂ bildet in F_1 stark reduzierte Petalen und Antheren, es herrscht völlige Sterilität. Wird *roseum* ♀ eingeführt, so finden sich große Petalen, fertile Antheren und gute Samenbildung. Es liegt aber

eine Reihe verschiedener *roseum*-Sippen vor. Werden sie untereinander gekreuzt, so zeigen sie guten gleichmäßigen Samenansatz, werden sie mit *parviflorum* ♂ verbunden, treten je nach Sippe verschiedene Fertilitätsgrade auf. Die reziproke Verschiedenheit der Bastarde, fertil in verschiedenen Graden — steril, machte es zunächst möglich, daß der Fertilitätsgrad plasmatisch vererbt wird. Nachdem Sippen von *roseum* mit verschiedenem Fertilitätsgrad durch Kreuzung mit *parviflorum* deutlich werden, müßten ebenso viele plasmatische Konstitutionen vorhanden sein. Auf der anderen Seite kann die Entscheidung, ob Gene beteiligt sind, gerade hier durch Mehrfachkreuzung untersucht werden. Ist plasmatische Bedingtheit gegeben, dann kommt es nur auf die erste Mutter an, gleichgültig, welche *roseum*-Sippen sonst noch eingekreuzt werden. Sind Gene beteiligt, muß auch ein Spalten sichtbar werden. Tatsächlich wurde gefunden, daß der Fertilitätsgrad durch mehrere multiple-allelomorphe Gene bedingt wird, die spalten, und daß außerdem ein Plasmon vorhanden ist, das bei den *roseum*-Sippen in verschiedener Stärke der Wirkung vorhanden, den Fertilitätsgrad gleichmäßig verschiebt. Untereinander sind alle Gene und Plasmone von *roseum* fertil, die Sterilität wird erst deutlich, wenn ein *parviflorum*-Gen dazutritt. Eigenartig ist die Parallelität der Gen- und Plasmonwirkung, indem je starke und schwache aus derselben Sippe kommen. Die anderen reziproken Verschiedenheiten sind bisher weniger eingehend studiert, scheinen aber, wenn ich die Autoren richtig verstanden habe, eher stärker matroklin zu sein und daher eher eine noch stärkere Plasmonwirkung vermuten zu lassen. Aus der Fülle der Beobachtungen sei noch erwähnt, daß die Verschiebung nach fertil oder steril in der nächsten Generation geringer werden kann, ohne daß es dabei klar ist, ob der Einfluß der Gene oder Plasmone schwächer wird. Jedenfalls zeigt sich ein Zusammenwirken von Genen und Plasmon, das den Fertilitätsgrad bedingt. Ich möchte mich trotz reichsten experimentellen Materiales von *Epilobium* auf diesen einen wichtigen, demonstrativen Fall beschränken.

Eine andere wichtige Untersuchung verdanken wir CHITTENDEN und PELLEW für *Linum usitatissimum.* Es ist eine Nachprüfung und neue Deutung alter Angaben von BATESON. Es sind zwei Sippen vorhanden „Tall“ und „Procumbent“, die sich im allgemeinen Habitus der Wuchsform unterscheiden. Sobald das Gen Tall im Plasma von Procumbent zu liegen kommt, erscheinen statt zwittriger männlich sterile Blüten. Wird das Gen Tall aus einer solchen Pflanze übergekreuzt in Tallplasma, so treten wieder Zwitter

auf. Ebenso erscheinen Zwitter, wenn das Procumbent-Gen im Tallplasma eingelagert ist. Die Ausbildung von fertilen Antheren ist also auch an ein Zusammenwirken eines bestimmten Genes und Plasmons gebunden. Der Fall ist besonders wertvoll, weil die Pflanzen in dieser Weise schon viele Jahre unverändert geblieben sind, und weil die Gen-Verhältnisse sehr einfach liegen, zwischen „Tall“ und „Procumbent“ eine einfach monohybride Spaltung herrscht.

Schon vor längerer Zeit hat dann CORRENS für die Geschlechtsvererbung von Gynodiözisten Ergebnisse gefunden, die wohl hierher zu gehören scheinen. Bei *Satureia hortensis* und *Cirsium oleraceum* treten weibliche und zwittrige Pflanzen auf. Daß die zwittrigen immer mehr oder weniger zwittrige Nachkommen geben, ist begreiflich, aber die weiblichen Stöcke bringen immer wieder nur Weibchen hervor, soviel auch die Anlage für Zwittrigkeit bei der Bestäubung mit Zwitterpollen eingeführt wird. Es liegt die Deutung nahe, daß die Unterdrückung der Antheren durch das Plasmon bewirkt wird, daß alle männchenbestimmenden Gene mit diesem Plasmon nicht zur Wirkung kommen können. Auch ein dreimaliges Einkreuzen mit dem nahe verwandten zwittrigen *C. canum* hat am Geschlechte nichts verändert. Die Bastardpflanzen zeigen zwar morphologisch deutlich den Gehalt an *canum*-Genen, die männchenhemmende, also weibliche Wirkung des *C. oleraceum*-Plasmons ist aber trotz immer neuen Einkreuzens gleichgeblieben.

Ich selbst habe mich mit einer anderen Pflanzengruppe näher befaßt, mit der Laubmoosfamilie der Funariaceen. Auch hier sind Verschiedenheiten des Plasmons sehr deutlich geworden, deutlicher vielleicht als bei anderen Gruppen im Zusammenhang mit der besonderen Organisation dieser Pflanzen. Auch hier will ich mich auf die wesentlichsten Tatsachen beschränken. Eingehender untersucht wurden 4 Kreuzungen, von denen jede einem anderen Typus angehört. Dem Kreuzungstyp I gehören die Sippenkreuzungen von *Funaria hygrometrica* an. Es liegen verschiedene Sippen vor, die sich durch eine größere Anzahl mendelnder Gene unterscheiden. Sie können beliebig umkombiniert werden. Eine reziproke Verschiedenheit zeigt sich bisher aber nicht. Der Kreuzungstyp II verbindet zwei verschiedene Arten der Gattung *Funaria*, *F. hygrometrica* und *mediterranea*. Die reziproken Kreuzungen sind stark verschieden. Die Nachkommenschaft, die bei Moosen im Gametophyt bekanntlich aus Haplonten besteht, zeigt ein schönes Spalten für die verschiedenen Merkmale nach Zahlenverhältnissen, die eine große Zahl beteiligter Gene erwarten

lassen. Trotzdem treten für verschiedene Merkmale niemals reine Vatertypen auf, sondern die Ausbildungsweise der Blattspitze und der Rippe ist jeweils stark nach der Seite der Mutter verschoben. Es liegen die gleichen Verhältnisse vor, wie sie an *Epilobium* oder an *Linum* eben beschrieben wurden. An der Merkmalsausbildung sind Gene und Plasmon beteiligt. Darüber hinaus ließ sich aber feststellen, was wohl auch bei *Epilobium* vorkommen dürfte, daß einmal die Gene das Feld beherrschen, so wie bei Sippenbastarden von *Funaria hygrometrica;* das Plasmon tritt nicht in Erscheinung. Das gilt für die Paraphysengestalt. Oder es tritt sowohl Gen- wie Plasmonwirkung hervor wie bei der Blattspitzenbildung, oder schließlich vermögen sich die Gene äußerlich überhaupt nicht zur Geltung zu bringen, und die Merkmalsausbildung erfolgt ganz im Sinne der Mutter, wie dies für die Rippenlänge zu beobachten ist. Ich habe dieses Verhalten von Plasmon und Genen in Analogie zur Dominanz und rezessivem Verhalten antezedent und rezedent genannt. Die notwendigen Rückkreuzungen der Gene zur Einlagerung in die verschiedenen Plasmone konnten gerade für das Blattspitzenmerkmal gut durchgeführt werden. Auch blieb die Wirkung über zwei Generationen hinaus unverändert. Der dritte Kreuzungstyp betrifft eine Gattungskreuzung *Physcomitrium piriforme* × *Funaria hygrometrica.* Die reziproken F_1-Bastarde sind weitgehed ähnlich. Die herausspaltenden F_1-Haplonten zeigen aber keine reinen Väter, sondern nur zahlreiche Mutter- und mutterähnliche Pflanzen. Die Väter fehlen, dafür aber sind sehr viele sterile Sporen vorhanden. Es liegt nahe, in ihnen die nicht lebensfähigen Vatergenome mit Mutter-Plasmon zu suchen. Während im Fall II die ausgetauschten Genome mit dem andern Plasmon lebensfähig blieben und nur die gemeinsame Wirkung abgeändert ist, so sind jetzt die Genome und Plasmone so wenig zusammenpassend, daß die Lebensfähigkeit nicht erreicht wird. Auch dies wurde durch mehrere Generationen unverändert verfolgt. Der vierte und letzte Typus zeigt eine Gattungskreuzung von Gattungen, die, früher in verschiedene Unterfamilien gebracht, sich jedenfalls sehr ferne stehen. Die Sterilität ist noch größer, auch ist nur die eine Verbindung möglich. Die wenigen lebensfähigen Sporen zeigen alle reinen Muttertypus. Und aus dieser Gruppe ist ein Fall besonders wichtig, wo es gelang, ganze Sporentetraden zu analysieren. In die Sporenmutterzelle kommt ein Genom vom Vater, eines von der Mutter, eingelagert im Plasmon der Mutter, zusammen. Von den 4 Sporen einer Tetrade mußten nach der Reduktionsteilung, wenn 2 das Mutter-Genom besaßen, 2 das Vater-

Genom enthalten, alle 4 aber das Mutter-Plasmon. Zwei der Sporen keimten und wuchsen zu Mutterpflanzen heran, zwei waren nicht lebensfähig.

Es zeigt sich also, daß bei diesen Moostypen in den Fällen II—IV für die Ausbildung der Eigenschaften eine große Zahl mendelnder Gene und je ein spezifisches Plasmon wesentlich sind. Das Testgenom von *F. hygrometrica* zeigt uns, daß der Unterschied der Plasmone der Arten und Gattungen immer größer wird, je weiter entferntere Arten vorliegen. Wenn im Typus I kein Plasmon nachzuweisen ist, so ist aber der Schluß wohl zwingend, daß auch hier ein allen Sippen gleiches Plasmon vorhanden ist, da es nicht angeht, daß dieselbe *Funaria hygrometrica* in der Kreuzung mit *Funaria mediterranea* ein Plasmon mit einem bestimmten Gen zusammenwirkend zeigt, und ebendieselben Gene derselben *Funaria* bei Sippenkreuzungen allein ohne Plasma wirken sollen. Das Plasma ist überall vorhanden, nur nicht immer im Kreuzungsexperiment faßbar, wenn es bei den Eltern wenig oder gar nicht verschieden ist.

Den Befunden an Gattungskreuzungen bei Moosen lassen sich eine Reihe anderer anschließen, wo die Nachkommen immer nur als Mutter- und mutterähnliche Typen herauskommen, Vatertypen aber in Verbindung mit hoher Sterilität der Gonen und Zygoten ausbleiben. Hohe Kreuzungssterilität allein besagt natürlich nichts. Sie ist hier nur zu werten, wenn sie mit einer Auslese zugunsten der Mutter verbunden ist. Solche Verhältnisse liegen offenbar vor bei *Aegilops* × *Triticum*, untersucht von TSCHERMAK und BLEIER, bei *Raphanus* und *Brassica* nach KARPETSCHENKO, bei *Aquilegia* nach SKALINSKA u. a.

Wenn wir die zoologische Literatur nur kurz streifen, so sind zwei wichtige Ergebnisse zu nennen. Das eine ist schon vor längerer Zeit, als erstes, von GOLDSCHMIDT an seinem bekannten Objekte, *Lymantria dispar*, gefunden worden. Es handelt sich um Färbungsunterschiede an den Raupen, die bei verschiedenen Kreuzungen reziprok verschieden ausfielen. Auch hier wird die plasmatische Mitwirkung sehr wahrscheinlich gemacht. Freilich treten bei doppelt reziproken Kreuzungen Tatsachen auf, die etwas abweichen und GOLDSCHMIDT zur Vorstellung veranlassen, daß auch durch das Spermatozoid Plasmatisches übertragen werden kann. Die endgültige Klärung ist noch nicht erfolgt. Einen sehr klaren Fall hat in jüngster Zeit KÜHN bei der Schlupfwespe Habrobracon analysiert. Er konnte zeigen, daß für verschiedene Pigmentierungsgrade eine Anzahl Gene verantwortlich sind, daß aber außerdem ein jeweils bestimmtes

Plasmon die Färbungen genau so verschiebt, wie dies für die Fertilität von *Epilobium* oder die Blattmerkmale von Funarien festgestellt wurde. Die Analyse bei Habrobracon ist darum besonders günstig, weil auch hier Haplonten zur Untersuchung gelangen.

Dies wäre ein kurzer Überblick über die wichtigsten Tatsachen, die über reziproke Verschiedenheiten zum Nachweis der Plasmon-Wirkung führen. Eine andere Möglichkeit der Untersuchung bietet die Herstellung von Merogonen. Bekanntlich sind hier gerade von zoologischer Seite vielfach Versuche zur Klärung der Plasmafrage unternommen worden, ohne daß ein positives Ergebnis erzielt worden wäre. Die Schwierigkeiten liegen darin, daß die meisten der merogonen Tiere in frühen Larvenstadien absterben, bevor noch rechte Merkmalsausbildung in Erscheinung tritt. Freilich lassen gerade die letzten Arbeiten von BOVERI eine Abstufung der Entwicklungsdauer erkennen, je nachdem die Eltern einen verschiedenen Grad der Verwandtschaft zeigen. Es liegt hier eine gewisse Parallele zur Abstufung der Fertilität der Moosbastarde vor.

An pflanzlichen Objekten ist etwas ähnliches nur auf Umwegen zu erreichen. Hier sind vor allem die schönen, durch ihre Methodik eigenartigen Versuche HARDERs an Pilzen (*Pholiota*) zu nennen. Bei der Konjugation der Haplontenhyphen treten ein Kern und wahrscheinlich auch Plasma aus einer Zelle in die andere über. Die Kerne bleiben im Paarkernstadium und werden durch den Schnallenapparat weitergegeben. Mit Hilfe des Mikromanipulators gelingt es, einen dieser Kerne wegzunehmen, und so im Mischplasma nur einen Kern eingeschlossen zu lassen. Es können dabei Stämme mit Kern A oder B im Mischplasma AB auftreten, die durch Rückkreuzung mit der Stammform identifiziert werden. Ein Vergleich von Pflanzen mit Mischplasma und Kern A und dem Stammtypus mit Kern A und Mischplasma mit Kern A + B bietet alle Möglichkeiten, die Wirkung von Kern und Plasma zu unterscheiden. Tatsächlich wurden auch Eigenschaften gefunden, die von Kerngenen beeinflußt werden, neben solchen, die plasmatisch bedingt sein können und Kombinationswirkungen. Schwierig liegt der Fall dadurch, daß anscheinend beim Befruchtungsprozeß verschieden viel Plasma übertreten kann und diese Quantität eine Rolle spielen soll. Dadurch aber wird die Ascendenz als unbekanntes Moment sehr wesentlich, weil ja dann die Plasmamischung der Ausgangsrassen von Anfang an als wesentliche Unbekannte vorhanden ist. Gerade aber wegen der Methodik, die von ganz anderer

Seite an diese Fragen herangeht, erscheint diese Untersuchung bemerkenswert.

Den Fall einer Merogonie bei *Crepis* hat NAWASHIN beschrieben. Bei der Kreuzung *C. tectorum* × *alpina* sind wenige F_2-Pflanzen aufgetreten, deren eine das Genom von *alpina* im Plasma von *tectorum* hatte. Die Feststellung wird zytologisch durchgeführt, entsprechend dem anscheinend sehr eindeutigen Chromosomenbild. Es handelt sich dabei wohl mehr um ein Herausspalten als eine Merogonie. Das Ergebnis ist aber insofern auffallend, als dieser Merogon reinen *alpina*-Charakter aufwies. Ein plasmatischer Einfluß des *tectorum*-Typus war nicht zu finden Außer einigen Bedenken, die ich gegen die angewandte Methodik habe, die aber hier zu weit führen würden, möchte ich aber gleich hier darauf hinweisen, daß dies Ergebnis nicht im Widerspruch mit den anderen Befunden steht. Es ist gut möglich, daß ein *alpina*-Genom mit dem *tectorum*-Plasmon ebenso wirkt wie die Genome der Sippenbastarde der Funarien. Über die Wertigkeit der *Crepis*-Arten gegenüber den *Funaria*-Sippen läßt sich schwer etwas aussagen. Daß wir aber im allgemeinen bei der höheren Differenzierung der Kompositen den Artbegriff enger fassen als bei den einfacheren Moosen, ist vielleicht anzunehmen.

Nach diesen Beispielen aus verschiedensten Gruppen von Tier- und Pflanzenreich ergibt sich doch schon mit großer Wahrscheinlichkeit, daß die genetische Konstitution nicht nur aus dem Gen-Komplex allein besteht, sondern daß außerdem noch ein genetisch spezifisches Plasmon vorhanden ist, das im Zusammenwirken mit den Genen die Eigenschaftsbildung bedingt.

Ich komme nun auf einige Deutungen zu sprechen, in denen sich die verschiedenen Autoren nicht ganz einig sind. Vor allem möchte ich ganz kurz die unterschiedliche Auffassung besprechen, die zwischen LEHMANN und mir besteht. Während mir die Deutung am klarsten erscheint, die sich als roter Faden schon durch die bisherige Abhandlung durchziehen mußte, daß wir außer dem Genotypus noch ein selbständiges Plasmon annehmen müssen, hat LEHMANN vor einiger Zeit zu dem Problem in anderer Weise Stellung genommen.

Die Vorstellung LEHMANNs geht davon aus, daß die Gene für Sterilität bei *Epilobium* als Hemmungsfaktoren zu betrachten sind, welche zunächst auf das Zytoplasma einwirken. Dieses, so beeinflußt, wirkt dann reziprok verschieden in der früher besprochenen Weise. LEHMANN und auch SCHWEMMLE stützen sich dabei auf die Tatsache, daß das Gen und das Plasma, welche aus einer Sippe kommen, einen ähnlichen Grad der Wirkung besitzen,

starke Gene mit starkem Plasma, schwache mit schwachem, was auf die angenommene Beeinflussung hindeuten könnte. Außerdem vermuten die Autoren, wenn ich richtig verstanden habe, in der festzustellenden Verringerung der Sterilität in der nächsten Generation eine Abschwächung der Plasmawirkung. Die Vorstellung der indirekten Kernwirkung, auch über die Reduktionsteilung hinaus, wird dann auf die anderen Plasmonfälle, so die Fälle bei Moosen, übertragen und mit der phaenotypischen Geschlechtsdifferenzierung verknüpft.

Ich glaube, daß man vor allem zwei Dinge ganz scharf zu trennen hat, die Nachwirkung der Kerne, wie KÜHN sie Prädetermination nennt, vom Mutterorganismus auf die beginnende Embryoentwicklung und die spezifische Plasmonwirkung. Erstere klingt nach kürzerer oder längerer Zeit ab, letztere bleibt unverändert. Für eine Reihe von Plasmonwirkungen ist ein Beweis dieser Konstanz bereits erbracht, so für die Gynodiözie bei *Cirsium* und *Satureia*, für die Plasmone der Moose, für *Linum*, für *Habrobracon*. Wenn bei *Epilobium* eine Veränderung eintritt, bleibt es noch zu untersuchen, in welche der beiden Erscheinungsgruppen der Fall gehört.

Darum scheint mir die Einordnung der Moosfälle unter die Deutung der Kernnachwirkung nicht haltbar. Um das Postulat des Kernmonopols zu retten, müssen Hilfshypothesen aufgebaut werden, für die wir nicht die geringsten Anhaltspunkte haben. Eine Nachwirkung über die Reduktionsteilung hinaus ist manchmal zu beobachten, daß aber eine solche unverändert über 5 Generationen erfolgen soll, ist eine ganz unbewiesene Hilfsannahme. Daß eine solche außerdem mit der phaenotypischen Geschlechtsdifferenzierung gekoppelt sein soll, ist unmöglich, weil diese Differenzierung gerade durch Verschmelzung und Reduktionsteilung aufgehoben wird. Es kann nicht das Gekoppelte 5 Generationen unverändert bleiben, dagegen das, womit es gekoppelt ist, sofort verändert werden. Schließlich ist die Annahme, Plasmonwirkung komme nur bei Monözisten vor, nicht haltbar, da sie im Tierreich nachgewiesen ist, und die Gynodiözie wohl auch nicht zur Monözie gestellt werden kann. Wenn bisher überhaupt erst eine Moosfamilie mit nur Monözisten untersucht ist, kann dies wohl nicht als Beweis dienen, daß Plasmawirkung nur bei Monözisten vorkommt. Es scheint mir daher die Plasmonvorstellung derzeit die einfachste und wahrscheinlichste Deutung der bekannten Tatsachen, will man nicht zu Gunsten der Rettung des Kernmonopols unbewiesene Hilfsannahmen in Kauf nehmen.

Stellen wir uns nun auf diesen Standpunkt eines selbständigen Plasmons, dann erheben sich sofort die Fragen nach dem Zusammenwirken von Gen und Plasmon. Wir wissen, daß die Gene miteinander verglichen dominante oder rezessive Wirkung zeigen können. Man könnte dazu neigen, dieses Verhalten mit verschiedenen Gen-Quantitäten in Verbindung zu bringen. Tatsächlich hat schon CORRENS durch seine Versuche mit *Zea Mays* gezeigt, daß die Dominanzverhältnisse von der Gen-Menge abhängig sein können. Diese Erfahrungen wurden später durch weitere Versuche mit heteroploiden Bastarden vielfach bestätigt. Besonders schöne Beispiele bieten hier heteroploide Moosbastarde, wo nach der Regenerationsmethode MARCHALs willkürlich die verschiedensten Genomkombinationen in verschiedensten Quantitätsverhältnissen zu erzielen sind. Die heteroploiden Kombinationen $A+B$, $2A+B$, $A+2B$, $3A+B$, $A+3B$ zeigen die der Quantität parallele Wirkung an verschiedensten Merkmalen. Ein Verhältnis $2:1$ oder gar $3:1$ läßt immer eine klare Dominanzwirkung des quantitativ stärkeren hervortreten. Inwieweit das dominant-rezessive Verhältnis einfacher Allelomorphenpaare in analoger Weise auf verschiedene Gen-Quantitäten zurückzuführen ist, bleibt abzuwarten. Hier scheint mir besondere Vorsicht bei Verallgemeinerung geboten.

Es ist mir nun sehr wichtig, daß sich aus einer Kombination solcher Quantitätsversuche mit den Plasmonversuchen bei Moosen zeigen läßt, daß diese Parallelität nur gilt, wenn die Wirkung der Gene in einem dazu passenden Plasmon erfolgen kann. Legen wir die doppelte bis vierfache Quantität eines Genes in das dazugehörige Plasmon, dann tritt die proportionale Wirkungssteigerung und damit Dominanz ein. Sind es aber fremde Gene, die nicht zum Plasmon passen, dann kann zunächst eine Steigerung der Wirkung mit vermehrter Quantität noch eintreten, bei weiterer Vermehrung tritt aber nicht nur keine Steigerung auf, sondern sogar eine Hemmung, die schließlich dazu führen kann, daß eine drei- oder vierfache Anlagenmenge mit einem fremden Plasmon überhaupt keine zugehörigen Eigenschaften realisieren kann. Auch dafür finden wir in der Analyse der Paraphysen, Peristombildungen und Zellgrößen von verschiedenen heteroploiden Moosbastarden schöne Beispiele.

Das Zusammenwirken von zwei Genen und einem Plasmon kann sich also in der Weise äußern, daß auch eine hohe Quantität des einen dann rezessiv gegenüber dem anderen bleibt, wenn jenes nicht mit dem geeigneten Plasmon in Verbindung steht. Es ist also

nicht nur die Quantität, sondern auch die Plasmonaffinität von Wichtigkeit. Und daraus könnte man, wie mir scheint, für einen Erscheinungskomplex einen wichtigen Schluß ziehen. Wenn wir von einer Sippe im Experiment ausgehen, so erscheinen sprungweise die Mutationen. Diese sind, wenn wir *Drosophila* oder *Antirrhinum* im Auge haben, vielfach die Ursachen wenig ausgeglichener, oft monströser Organbildung. Außerdem ist ein hoher Prozentsatz dieser mutierten Gene gegenüber der Ausgangsform, dem Wildtypus, rezessiv. Mir erscheint die Vorstellung wahrscheinlich und fruchtbar, daß wir im Wildtypus einen bestimmten Genkomplex mit einem Plasmon zusammenwirkend haben. Tritt eine Änderung eines Genes ein, so ist die weitaus größte Wahrscheinlichkeit gegeben, daß die abgeänderten Gene weniger oder gar kein günstiges Zusammenwirken mit dem alten Plasmon haben. Die Folge muß nach den eben besprochenen experimentellen Erfahrungen ein rezessives Verhalten des mutierten Genes gegenüber dem ursprünglichen sein. An der Merkmalsausbildung gemessen muß sich das ungünstige Zusammenwirken des mutierten Genes mit dem alten Plasmon in monströser oder lethaler Wirkung äußern.

Gerade die Erfahrung, die wir oben machten, daß ein Gen oder eine Gengruppe auch in vierfacher Menge eingeführt und in seiner Wirkung durch fremdes Plasmon ganz unterdrückt werden kann, stellt eine Verbindung zu einer anderen Erscheinung her, deren Vorstellung zunächst recht schwierig erscheint. Wir haben bei der Besprechung der Kreuzungsergebnisse *Funaria mediterranea* × *hygrometrica* darauf hingewiesen, daß die einzelnen Merkmale so ausgebildet sind, daß wir einmal stärker die Genwirkung, ein andermal die Plasmonwirkung, schließlich eine intermediäre Kombinationswirkung erkennen. Die Merkmalsausbildung ist das Produkt des Zusammenwirkens eines spezifischen Genes und Plasmons. Betrachten wir ein Plasmon in seinem Zusammenarbeiten mit verschiedenen Genen, so können folgende Möglichkeiten gegeben sein. Die Organbildung verläuft unter Mitwirkung des spezifischen Plasmons und eines Genes, das der endgültigen Prägung des Merkmals einen wenig deutlichen Stempel aufdrückt. Dann wird die spezifische Wirkung des Plasmons trotz der wesentlichen Beteiligung des Genes stärker bis allein äußerlich hervortreten (Antezedenz des Plasmons). Arbeiten Plasmon und Gen beide günstig miteinander oder ist die spezifische Wirkung auch des Genes stark, werden wir beides an der Merkmalsausbildung wahrnehmen (intermediäre Wirkung). Setzt sich schließlich die Genwirkung sehr stark durch, dann kann das spezifische Plasmon,

dessen Mitwirkung trotzdem genau so wesentlich ist, äußerlich am Merkmal nicht zur Geltung kommen (Rezedenz des Plasmons). Das verschiedene Verhalten der Gene kann dabei ebenso durch wenig kräftige oder stärkere Wirkung der Gensubstanz an und für sich wie durch schlechtes oder gutes Zusammenwirken mit dem Plasmon verursacht werden. Ich kann daher nicht verstehen, warum gerade diese Ableitung nach LEHMANN unwahrscheinlich sein soll. Wenn z. B. ein weibliches *Cirsium oleraceum* auch viele Generationen lang ein Zwittergen enthält, so wird die spezifisch weibliche Plasmonwirkung unverändert hervortreten, wenn das Zusammenwirken Gen-Plasmon nicht funktioniert oder das Zwittergen zu schwach ist, um auch äußerlich sichtbar zu werden.

Ich muß es mir versagen, von diesem interessanten Gebiet des Zusammenwirkens von Gen und Plasmon noch mehr Einzelheiten vorzuführen. Die Versuche mit *Epilobium* und Moosen bieten eine Fülle der interessantesten Details. Wenn ich die Beispiele aus dem Gebiete der Moose nahm, soll das keine Überschätzung bedeuten. Ich habe sie gewählt, weil mir dieses verworrene Gebiet hier am greifbarsten liegt, und weil durch die quantitativen Abstufungen nach MARCHALs Methode die klarsten Verhältnisse vorzuliegen scheinen.

Wenn wir so allmählich einen Einblick in das komplizierte Wechselspiel der organbildenden Kräfte gewinnen, dann erhebt sich natürlich sogleich die Frage, wie verhalten sich Gen und Plasmon in ihrem Zusammenwirken dann, wenn eine Veränderung des einen oder anderen eintritt. Ist damit ein für allemal auch schon die Art des Zusammenwirkens gegeben, oder kann eine Einwirkung der beiden Komponenten aufeinander nachgewiesen werden, die auch dann allmählich wieder zu einem harmonischen Zusammenwirken führt, wenn zunächst durch starke Abänderung des einen die Wechselwirkung unterbrochen ist.

Für die Gene kennen wir den Vorgang der Veränderung in den Mutationen. Wir wissen noch wenig von deren Ursache, stellen die Tatsache aber vielmals fest. Es sind nun folgende drei Möglichkeiten gegeben: Entweder zieht eine Genmutation oder eine durch Kreuzung veränderte Genkonstitution eine Abänderung des Plasmons nach sich. Oder eine vorher erfolgte Abänderung des Plasmons ist die Ursache der Genveränderung. Oder schließlich Gen und Plasmon werden unabhängig voneinander durch andere Bedingungen abgeändert. Es erscheint wohl selbstverständlich, daß diese Frage von allen den Experimentatoren, die eine plasmatische Differenz feststellen konnten, durch Versuche in Angriff

genommen wurde. Ein Erfolg ist bisher ausgeblieben. Die Einwirkung von Genen auf ein Plasmon könnte dann sichtbar werden, wenn dauernd neue Einkreuzungen eines fremden Kernes erfolgen. Dies ist von CORRENS an *Cirsium*, von KÜHN bei *Habrobracon*, von LEHMANN an *Epilobium*, von mir an Moosen versucht worden, ohne daß eine Einwirkung bisher erzielt werden konnte. Es erscheint von diesem Standpunkt besonders interessant, was für ein Ergebnis die Untersuchung der *Epilobium*bastarde bringen wird, bei denen eine Abschwächung der Sterilität gefunden wurde. Vielleicht bergen sie den Schlüssel, den wir suchen. Bei Moosen sind hier noch andere Möglichkeiten gegeben. Nicht nur eine immer neue Beeinflussung des Plasmons durch Einkreuzungen ist möglich, es gelingt auch, dauernd ein Plasmon unter sehr intensiver Beeinflussung zu halten durch Herstellung einer Rasse, wo ein Plasmon A mit 4 Genomen B und einem Genom A verbunden ist. Die vielfache Quantitat müßte sich allmählich geltend machen. Die Beeinflussung der Gene könnte andererseits dann am intensivsten erscheinen, wenn in einem Plasmon A 3 Genome A und 1 B eingelagert bleiben, also ein fremdes Genom der Einwirkung von drei eigenen und dem Plasmon ausgesetzt bleibt. Auch solche Versuche werden seit Jahren beobachtet. Ein Erfolg ist in allen Fällen bisher ausgeblieben.

Doch erscheint mir gerade hier wieder ein ganz entscheidender Punkt für die Genetik gekommen. Wenn von der experimentellen Genetik ausgehend eine experimentelle Basis für die Umänderung der Arten gewonnen werden soll, so muß das Ergebnis so sein, daß nicht nur überhaupt die Entstehung von etwas Neuem beobachtet werden darf, sondern das Neue auch eine harmonische Entwicklung, eine ausgeglichene Organbildung aufweisen muß. Aus dem bisherigen ist wohl klar geworden, daß zur harmonischen Ausbildung das Zusammenwirken von Genen und Plasmon gehört. Gerade auf das Zustandekommen von einem neuen harmonischen Zusammenwirken kommt es an. Nach den früheren Möglichkeiten sehe ich wohl 4 Wege, auf denen nach den bisherigen Tatsachen ein solches neues harmonisches Zusammenwirken entstehen könnte.

1. Wenn eine Kernmutation eintritt, so prägt der veränderte Genotypus das Plasmon allmählich um.

2. Wenn eine Plasmaänderung eintritt, prägt diese den Genotypus um.

3. Nach einer Änderung des einen oder anderen stellen sich beide aufeinander ein und verändern sich gegenseitig.

4. Beide verändern sich unabhängig voneinander, und der Zufall entscheidet, ob wieder neben vielen ungünstigen eine harmonische Kombination eintritt.

Wie die Entscheidung fällt, müssen künftige Experimente weisen.

So erscheint mir die Situation, die heute für die experimentelle Lösung des Artbildungsproblems gegeben ist. Sie ist weit komplizierter geworden, als wir uns alle vor Jahren gedacht haben. Wir stehen erst am Anfang eines Lösungsversuches, und das mag allen denen ein Trost sein, die in der vorgeschlagenen Lösung durch Zufallskombinationen von Gen-Mutationen nach der heutigen Selektionsvorstellung keine Befriedigung finden konnten.

Wir haben erkannt, daß zum Zustandekommen einer bestimmten Organbildung das komplizierte Zusammenwirken abgestimmter Genkomplexe und Plasmone notwendig sein dürfte. Wir wissen seit KLEBS und vielen andern, daß in dieses Wechselspiel der Kräfte die Außenbedingungen mit eingreifen. Außenbedingungen, Gene und Plasmon, das ist der Dreikampf, in dem die Eigenschaft gewonnen wird. Unter dem Eindruck der Analyse der Kerngene ist man geneigt, den Genotypus, die Gene, als den wesentlichen Teil zu betrachten. Das plasmatische und die Außenbedingungen treten in den Hintergrund. Die heute zusammengestellten Untersuchungen zeigen aber, daß dem Plasmon eine mindestens ebenso wichtige Stellung zukommt. Es ist hierbei eine vielfach bestätigte Tatsache zu beachten, daß häufig Parallelen bestehen zwischen Außenbedingungen und Genen. Wenn bei der Organbildung in einem Fall die Außenbedingungen die Entscheidung über eine Alternative treffen, sehen wir oft bei verwandten Formen für diese Alternative ein Allelomorphenpaar im Kern lokalisiert. Ich brauche kaum an das allbekannte Beispiel der roten und weißen *Primula sinensis* zu erinnern. Das beste Beispiel bietet uns doch die Geschlechtsbestimmung, wo bei der einen Art die Entscheidung, ob ♂ oder ♀, durch Außenbedingungen gefällt wird, bei der andern durch ein Genpaar, das Realisatorenpaar. Diese Parallele läßt den Gedanken aufkommen, ob nicht doch beide, Genkomplex und Außenbedingungen, bei der Organbildung eine ähnliche Rolle spielen. Der Gedanke muß einmal geprüft werden, ob nicht doch das Plasmon der Träger der Entwicklungsvorgänge ist und nur die Steuerung in welcher Stärke, nach welcher Richtung, mit welcher Geschwindigkeit von den Genen einerseits, von Außenbedingungen anderseits besorgt wird. Manche Schwierigkeiten könnten dadurch ihre Klärung erlangen. Die quantitative Auffassung der Allelo-

morphen fügt sich anstandslos ein. Die beobachtete Antezedenz des Plasmons wäre dann einleuchtend und vor allem, gewisse Schwierigkeiten würden behoben, die sich mehr und mehr aus Erfahrungen mit Heteroploidensippenscharen ergeben. Trotz größter Mannigfaltigkeit solcher Sippen (*Datura*, Moose u. a.) sind grundlegende Organisationen nur wenig zu verändern. Es sei nur an die Geschlechterverteilung der Funariaceen erinnert. Man kann der Schwierigkeiten Herr werden, wenn man annimmt, daß für eine Organbildung oft mehrere bis viele Gene in allen Chromosomen gleichmäßig verteilt sind, was nicht ganz befriedigend ist. Die obige Vorstellung würde die Schwierigkeiten hier erleichtern. Sie zu beweisen oder zu widerlegen bleibt dem Experiment vorbehalten. Wenn vom Zusammenwirken von Plasma und Gen gesprochen wird, geschieht dies meist unter dem Vergleich von Schloß und Schlüssel. Ich möchte mit einem andern, vielleicht gerade meine Einstellung charakterisierenden Bilde schließen. Zum Fluge gehört ein Flugzeug. Man mag Wind und Wetter, also Außenbedingungen beim Segelflug ausnützen, man mag die Motorkräfte oder Raketenantrieb von innen heraus verwenden, das wesentlichste ist vielleicht doch der Bau des Flugzeugs selbst.

Wichtigste Literatur.

CHITTENDEN, R. F., und PELLEW, C. (1927): A suggested interpretation of certain cases of Anisogeny. Nature 119

CORRENS, C. (1924): Über den Einfluß des Alters der Keimzellen I. Sitzber. d. preuß. Akad. d. Wiss. IX.

—, — (1928): Über nichtmendelnde Vererbung. Verh. des V. internat. Kongresses f. Vererb., I. Band.

FEDERLEY, H. (1928): Chromosomenverhältnisse bei Mischlingen. Verh. des V. internat. Kongresses f. Vererb., I. Band.

GOLDSCHMIDT, R. (1924): Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation I. Arch. f. Entw. Mech. 101.

HARDER, R. (1927): Zur Frage nach der Rolle von Kern und Protoplasma im Zellgeschehen und bei der Übertragung von Eigenschaften. Zeitschrift f. Botanik 19.

KARPETSCHENKO, G. D. (1928): Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. Zeitschr. f. indust. Abst.- u. Vererbl. 48.

KÜHN, A. (1927): Die Pigmentierung von *Habrobracon juglandis* Achmed, ihre Prädetermination und ihre Vererbung durch Gene und Plasmon. Nachrichten der Ges. d. Wiss., Göttingen.

LEHMANN, E., und SCHWEMMLE, J. (1927): Genetische Untersuchungen in der Gattung *Epilobium*. Bibliotheca botanica, H. 95.

LEHMANN, E. (1928): Reziprok verschiedene Bastarde in ihrer Bedeutung für das Kern-Plasma-Problem. Tübinger naturwiss. Abhandlungen, 11. Heft.

MÜLLER, H. J. (1928): The Problem of genic modification. Verh. des V. internat. Kongresses f. Vererb., I. Band.

NAWASHIN, M. (1927): Ein Fall von Merogonie infolge Artkreuzung bei Compositen. Ber. d. D. Bot. Ges. 45.
ROSENBERG, O. (1928): Speziesbildung mit Vervielfältigung von Chromosomen. Verh. des V. internat. Kongresses f. Vererb, I. Band.
SKALINSKA, M. (1928): Études sur la Stérilité partielle des Hybrides du Genre *Aquilegia*. Verh. des V. internat. Kongresses f. Vererb., II. Band.
STERN, C. (1927): Über Chromosomenelimination bei der Taufliege. Naturwissenschaften, 15. Jahrgang.
TSCHERMAK, E., und BLEIER, H. (1925): Über fruchtbare *Aegilops*-Weizenbastarde. Ber. d. D. Bot. Ges. 44.
WETTSTEIN, F. v. (1926): Über plasmatische Vererbung, sowie Plasma- und Genwirkung. Nachrichten der Ges. d. Wiss. zu Göttingen.
—, — — (1928): Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose II. Bibliotheca genetica X.

(2.) L. Diels: Kontinentalverschiebung und Pflanzengeographie.

(Vortrag bei der Botaniker-Tagung zu Bonn in der gemeinschaftlichen Sitzung der drei botanischen Gesellschaften am 30. Mai 1928.)

Seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts hegen wir die Erkenntnis, daß die Verbreitung der Pflanzen nicht allein aus dem heutigen Zustand der Erde erklärt werden kann. Wir sehen sie vielmehr gutenteiles als genetisch bedingt an und wenden uns an die Paläogeographie, um diese Bedingungen näher kennenzulernen. Da erfahren wir freilich manche Enttäuschung. Angewiesen auf sehr ungleichwertige Kriterien, ist die Geographie der Vorzeit selber noch zu wenig gefestigt, um eine Stütze zu bieten, wie wir sie wünschten. Sogar die Grundmauern ihres Lehrgebäudes sind noch schwankend. Man weiß nicht, ob die Erdoberfläche einschrumpft wie eine Apfelschale, ob die Ozeanbecken und Kontinentalschollen unverändert seit ältesten Zeiten bestehen, oder ob die Verteilung von Land und Meer häufigem Wechsel unterworfen ist. Alle diese Vorstellungen haben ihre Anhänger, und seit etwa 15 Jahren hat ALFRED WEGENER seine Verschiebungstheorie hinzugefügt, die die Entwickelung der Erdoberfläche wiederum auf neue Weise darstellt. Diese Theorie[1]) nimmt an, daß eine rings

1) ALFRED WEGENER, Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. 3. Auflage. Die Wissenschaft, Bd. 66. Braunschweig 1922. — W. KÖPPEN und A. WEGENER, Die Klimate der geologischen Vorzeit. Berlin 1924.

vom Urmeer umflossene, primäre Urscholle festen Landes sich nach und nach gespalten habe und in Teilschollen zerfallen sei, die dann durch Verschiebung auseinandergerückt wären.

Es kann sich für uns nicht darum handeln, über die allgemeine Zulässigkeit der neuen Lehre das Urteil zu fällen. Aber wie die meisten erdgeschichtlichen Theorien blickt die Verschiebungstheorie auch auf die Biogeographie und sucht bei ihr nach Bausteinen, mit denen sie das Gebäude ihrer Lehre festigen könnte[1]). Und deshalb liegt es uns als Botanikern ob, darüber zu wachen, daß solche Anleihen in rechter Weise gemacht werden. Wir können dies am besten tun, wenn wir fragen, wie weit die Erscheinungen der Pflanzenverbreitung sich mit der Verschiebungstheorie vereinen lassen und ob sie durch ihre Anwendung erklärbar sind. Auf diese Fragen kann man natürlich keine zuverlässige Antwort erwarten, wenn man einzelne Fälle aus dem Zusammenhang löst und sie mit den — ich möchte sagen — Schlagworten der Verschiebungstheorie „erklärt“. Wir müssen weiter ausgreifen und uns der Mühe unterziehen, die Haupt-Tatsachen der Pflanzenverbreitung in Beziehung zu der gesamten Verschiebungstheorie zu setzen.

Dabei betrachten wir sie allerdings nur so weit, wie sie sich auf die jüngeren Abschnitte der Erdgeschichte bezieht. Denn eine Pflanzengeographie der älteren Epochen haben wir heute noch nicht; ich weiß auch nicht, ob wir sie jemals bekommen werden. Festeren Boden betreten wir erst mit dem Erscheinen der Angiospermen. Ihre Geographie als die beststudierte muß uns leiten, und sie reicht aus dafür, weil ja andere Gruppen von Landpflanzen, etwa die Laubmoose und die leptosporangiaten Farne, wesentliche Übereinstimmung bieten, wie wir durch HERZOG[2]) und CHRIST[3]) wissen.

In gleicher Begrenzung des Gegenstandes hat IRMSCHER[4]) vor 6 Jahren bereits die Verbreitung der Angiospermen untersucht. Er hat sich dabei bemüht, nicht nur „Paradebeispiele“ sprechen zu lassen, sondern sämtliche Familien und Genera zu verwerten. Aber in der Publikation seiner Ergebnisse hat er aus Raumgründen darauf verzichtet, die umfangreichen Tabellen seiner Vorarbeiten wiederzugeben. Statt dessen hat er (l. c. p. 93ff.) für die Areal-Darstellung eine sehr knappe Form — vier bezifferte Meridionalzonen — gewählt und hat die gewonnenen Verbreitungsklassen zu

1) A. WEGENER l. c. p. 51—62.

2) Geographie der Moose. Jena 1926.

3) Die Geographie der Farne. Jena 1910.

4) Pflanzenverbreitung und Entwickelung der Kontinente. Mitt. Instit. allg. Bot. Hamburg V, 1922.

m. E. gefährlichen Statistiken benutzt. Ich folge ihm nicht auf diesem Wege scheinbarer Vollständigkeit, sondern halte mich an diejenigen Tatsachen, die die floristische Pflanzengeographie in ihrer hundertjährigen Arbeit als die wichtigsten[1]) ermittelt hat.

Die auffälligste Erscheinung bei der Geographie der Blütenpflanzen bietet der Gegensatz der borealen und der australen Floren. Rings um die Erde dehnt sich im Norden das Reich der holarktischen Flora. Wo nicht durch heutige Wüste zurückgedrängt reicht es südwärts etwa bis zum Wendekreis, weiter gewöhnlich nicht; nur im Westen zeigen sich einzelne Ausstrahlungen längs der Anden, und im Osten besteht eine breite Verbindung mit den malaischen Tropen. Eine große Zahl von Familien- und Gattungs-Arealen begründen diese Regel. Man könnte diese Areale homolog nennen, wesensgleich, trotz aller Unterschiede im einzelnen. Diese Unterschiede sind bedingt durch den Grad der Widerstandsfähigkeit der Sippen gegen Wärme-Extreme, gegen verkürzte Vegetationszeit, gegen Schwierigkeiten im Wasserhaushalt usw., alles nicht nur in der Gegenwart, sondern während des ganzen Ablaufs ihrer Geschichte.

Vergleicht man miteinander z. B. die Areale der Betulaceen, von *Pinus*, von *Acer*, von *Fagus* und von *Magnolia*, so bezeugen sie drei bekannte Züge der holarktischen Flora:

1. Gänzliche oder fast gänzliche Beschränkung auf die Nordhemisphäre.
2. Abgestufte Beschränkung des Areales auf eine bestimmte Breitenzone.
3. Abgestufte Disjunktion innerhalb ihrer Zone.

Die Deutung der beiden ersten Erscheinungen wird durch die Verschiebungstheorie nicht näher berührt; denn sie hat es nicht so sehr mit den zonalen Verhältnissen der Erdteile zu tun, wie mit den meridionalen. In hohem Grade dagegen beeinflußt von ihr wird die Auffassung der dritten Erscheinung, nämlich der Disjunktion der Areale.

Zuerst war man mit dieser Erscheinung bekannt geworden durch Fälle, wie den der Buche, bei der zu der europäischen Art überraschenderweise jenseits des Atlantik in Nordamerika eine zweite Spezies hinzutrat. Solche Disjuncta schienen später sich

1) Das Verhältnis dieser Tatsachen zur Verschiebungstheorie ist der alleinige Gegenstand dieses Vortrages. In eine spezielle Erörterung aller biogeographischen Momente, die bei der Diskussion der WEGENERschen Lehre für oder gegen sie vorgebracht worden sind, kann hier nicht eingetreten werden.

gewissermaßen reziprok zu vermehren, als man die fossilen Floren Europas kennenlernte. Man glaubte bei der Erforschung der Tertiär-Petrefakten manche Gattungen und Arten zu treffen, die man vordem nur aus der gegenwärtigen Flora Nordamerikas kannte, und so lag es nahe, eine alte Landverbindung über den Ozean anzunehmen. UNGER sah im Geiste eine Atlantis, die Europa einst mit Nordamerika verband. Das paläobotanische Fundament dieser Hypothese braucht jetzt nicht geprüft zu werden; denn schon aus floristischen Gründen geriet sie ins Wanken, je mehr man die Pflanzenwelt Ostasiens würdigen lernte. Es ergab sich nämlich dabei zweierlei, das der Idee der Atlantis widersprach. Einmal fanden sich viele jener Fossilien des europäischen Tertiärs nicht allein in Amerika, sondern wurden auch in Asien noch als lebende Glieder der heutigen Flora nachgewiesen. Und zum anderen stellte sich überraschenderweise eine erhebliche Ähnlichkeit zwischen Ostasien und dem atlantischen Nordamerika heraus. Beispiele bieten *Magnolia*, *Nyssa*, *Catalpa*.

Die Zahl solcher Fälle war ansehnlich schon zu ASA GRAYs[1]) Zeiten, der zuerst auf ihr auffallendes Areal hinwies. ENGLER[2]) hat diese Beziehungen genauer analysiert, aber seitdem hat die fortschreitende Aufschließung Chinas die Liste der für Ostasien und das östliche Nordamerika gemeinsamen Gattungen noch wesentlich erweitert. Während die Flora des atlantischen Nordamerika ausschließlich mit Europa keine einzige Gattung teilt, hat sie gemeinsam mit Ostasien und nur mit Ostasien mindestens 30 sehr ausgeprägte Genera. Hier wird nun die Auseinandersetzung mit der Verschiebungstheorie notwendig.

Welche Möglichkeiten bestehen überhaupt, jenen gemeinsamen Besitz der beiden so weit entlegenen Erdgebiete zu erklären? Sicher müssen diese Beziehungen vor der Eiszeit zustande gekommen sein, heute bietet sich dazu keine Gelegenheit mehr.

Erstens könnten Ostasien und Nordamerika im Tertiär unmittelbar verbunden gewesen sein, und zwar in den höheren Breiten, also wo jetzt die Beringstraße liegt. Dann wäre ein Austausch der Floren gegeben gewesen. Denn damals bestand dort noch milderes Klima, wie uns die Miozänflora von Alaska lehrt, die ja *Taxodium* und *Sequoia* für so hohe Breiten beweist. Gegen den nordpazifischen Landzusammenhang und Florenaustausch bestehen also keine Bedenken; in der Tat wird er von den meisten Geo-

---

1) Mem. Amer. Acad. New ser. VI, 424.

2) Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt I, 1879, 22—43.

botanikern angenommen. Mit der Verschiebungstheorie aber ist diese Annahme nicht vereinbar. Denn das atlantische Amerika liegt nach ihr im Miozän von Ostasien fast 200° entfernt, d. h. weiter als heute, während sich Europa nur etwa 10° L. östlich befindet. Man müßte demnach in Europa die gleiche Flora erwarten: also gerade das, was — wenigstens heute — nicht zutrifft!

Zweitens könnte man die atl. nordamerikanisch—ostasiatischen Disjuncta als relikt ansprechen. Hervorgegangen aus einer allgemein borealen, also holarktischen Flora hätten sich in den beiden Gebieten manche Gattungen erhalten, die anderwärts ausgestorben wären. Diese Vermutung ist in der Literatur oft vertreten worden. A. GRAY hat den Klimawechsel im Quartär zur Erklärung herangezogen. Vor der anrückenden Vereisung habe die Vegetation im östlichen Nordamerika und Ostasien leichter nach Süden ausweichen und dadurch ihren tertiären Bestand besser bewahren können, während sie in Europa mit seiner westöstlichen Gebirgssperre viel größere Einbußen erlitten habe. Diese Annahme ist an sich einleuchtend. Man hat sie auch paläobotanisch stützen wollen, z. B. bei *Liriodendon*, aber wie weit dies gelungen ist, steht dahin. Vorläufig sind ja doch viele Angaben der paläontologischen Literatur höchst unsicher[1]), und es ist gut, daran immer wieder nachdrücklich erinnert zu werden. Denn die Reinigungsarbeit, die AUGUST SCHENK seinerzeit begonnen hat, als er die dikotylen Petrefakten in ZITTELS Handbuch der Paläontologie darstellte, ist leider bei manchen Autoren wieder in Vergessenheit geraten. Abgesehen von der Skepsis gegen die Bestimmungen bleibt auch immer zu bedenken, daß tertiäre Ablagerungen in Nordamerika und Europa häufig sind, in Asien aber viel seltener vorkommen. Sind also Nachweise aus Asien nicht vorhanden, so können daraus keine geographischen Schlüsse gezogen werden. Bei dieser Unsicherheit läßt sich nicht sagen, wie viele von den heute disjunkten Gattungen früher auch in Europa gelebt haben. Aber selbst da, wo diese weitere Verbreitung im Tertiär sichergestellt ist, bringt die Verschiebungstheorie keine Entscheidung darüber, woher sie stammen, denn wir erkennen nicht, ob das betreffende Genus nach Europa von Westen oder von Osten her gelangt ist.

Diese Frage aber ist der springende Punkt. Zu ihrer Klärung bleibt bei der Unzulänglichkeit der Aufschlüsse und der paläo-

---

1) In dieser Hinsicht kann ich das weitgehende Vertrauen z. B. von IRMSCHER in seiner „Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente“ keineswegs teilen.

botanischen Deutungen nichts übrig, als die noch heute in Europa lebenden Relikte aus der Vorquartär-Zeit nach ihrem systematischen Wesen in Betracht zu ziehen. Wenn die Verschiebungstheorie zuträfe, so müßten diese Relikte amerikanisches Gepräge tragen; wenigstens eine Mehrzahl von ihnen müßte zu rezenten Amerikanern in näherer verwandtschaftlicher Beziehung stehen, als zu rezenten Ostasiern. Aber dies ist entschieden nicht der Fall. Unser Efeu und unser Buchsbaum[1]) haben nur in Ostasien Verwandte, ebenso die viel beschränktere *Forsythia europaea*. Zu den mediterran-orientalen Formen aus dem Kreise unseres *Acer platanoides* gibt es keine Parallelen in Nordamerika[2]). Die *Wulfenia* unserer Alpen, die *Ramondia* und *Haberlea* der südeuropäischen Gebirge zeigen asiatische Anklänge, keine amerikanischen. Man kann sagen, der ganze Grundstock unserer Alpenflora, den man als tertiär ansehen muß, hat asiatische Verwandtschaft[3]), keine neuweltliche. Selbst in Südwesteuropa, wo der Verschiebungstheoretiker doch sicherlich Relikte amerikanischen Charakters zu erwarten hätte, vermißt man solche durchaus. Dazu kommt, daß sogar solche Gruppen, die in Europa nachweislich schon im Tertiär vorhanden waren, in Amerika fehlen, wie z. B. die Ahorne, die sich um *Acer campestre*[4]) scharen. Es gibt dort auch keine *Cedrus*-Arten, die sich ebenfalls im europäischen Tertiär finden und heute bekanntlich mit stark zerrissenem Areal auf das mediterrane Nordafrika und Westasien beschränkt sind.

Soweit ich die Verbreitungs-Erscheinungen der holarktischen Flora übersehe, finde ich bei den europäischen Relikt-Endemiten nirgends ausgesprochen amerikanische Beziehungen, aber überwältigend viele asiatische. Hätte die Verschiebungstheorie Recht, wäre genau das Gegenteil zu erwarten. Sie ist also nicht imstande, diese wohl wichtigsten Züge der holarktischen Flora zu erklären, sie steht ihnen ratlos gegenüber.

Dies Versagen kann auch nicht aus der Welt geschafft werden, wenn man die paar Arten heranzieht, die Nordamerika (ev. Grönland) und Westeuropa gemeinsam sind, in Asien aber fehlen[5]). Den meisten solcher Fälle geht jede Beweiskraft ab. Mehrere der fraglichen Arten sind nachweislich verschleppt. Für die „europäischen Typen"

---

1) F. PAX in HANNIG und WINKLER, Die Pflanzenareale I, 7.

2) F. PAX in „Pflanzenreich" IV, 163 (1902), 54.

3) Die quartären Zugänge der Glazialzeit kommen hierbei natürlich nicht in Betracht.

4) F. PAX in „Pflanzenreich" IV, 163, (1902), 66.

5) Vgl. ENGLER, Entwickelungsgeschichte I, 15.

West-Grönlands hat OSTENFELD[1]) dies noch jüngst gezeigt. Nach der in diesem Zusammenhang oft zitierten und auch von WEGENER genannten *Calluna* in Neufundland ist vergeblich gesucht worden; FERNALD[2]) hat dargetan, daß frühere Angaben des Heidekrauts und anderer Westeuropäer offenbar auf Verwechselungen und Irrtümern der alten Sammler beruhen. So bleibt nur eine sehr geringe Zahl übrig: ein paar Strandpflanzen und Wasserbewohner, wie z. B. *Lobelia Dortmanna*[3]). Die Pflanze dürfte ein Zuwachs in Europa sein, den wir den Wasservögeln verdanken. Ihr schönes nordatlantisches Areal ist offenbar größtenteils quaternär; man ginge gründlich fehl, wenn man es für WEGENERs Hypothese ins Feld führte. Eine Theorie der Erdgestaltung soll uns nicht ein beliebiges Areal erklären, sie muß die großen Züge der Florenbildung verständlich machen.

Die zweite große Tatsache der Pflanzengeographie ist die peritropische Verbreitung vieler Familien und Gattungen der Angiospermen. Darin haben wir ein äquatoriales Seitenstück zu der nördlichen Verbreitung der Holarktiker, und es stehen ähnliche Beziehungen der einzelnen Gebiete zueinander zur Diskussion wie dort. Die Stellung der Verschiebungstheorie dazu ist also entsprechend. Die peritropischen Areale führt sie auf die Zeit zurück, für die sie eine zusammenhängende Festlandsscholle auf der Erde annimmt, also auf das Mesozoikum. Auf dieser Urscholle hätten sich noch in der Kreide die thermophilen Gruppen, die in der Äquatorialzone entstanden waren, von Meer zu Meer verbreiten können. Das wäre die „erste Ausbreitungsphase" der Angiospermen gewesen, von der IRMSCHER spricht.

Den Prüfstein dieser allzu einfachen Vorstellung bilden auch hier die Disjunkten. Vom Standpunkt der Verschiebungstheorie am bedeutsamsten davon sind die Genera, die zwar in Südamerika und Afrika vorkommen, der übrigen Paläotropis aber fehlen. Solcher gibt es eine ganze Anzahl. Bekannter sind z. B. *Ravenala*, *Olyra*, *Renealmia*, die Rapateaceen und die Vochysiaceae *(Erismadelphus!)*.

Diese Gruppe ist pflanzengeographisch schon erörtert worden. Am eingehendsten hat sich ENGLER[4]) ihr gewidmet; er hat gemeint,

1) In Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd. VI, 3, 1926, 13–19.

2) Rhodora XXVIII, 1926, 51 ff.

3) Vgl. A. DONAT in HANNIG und WINKLER, Die Pflanzenareale I, 8, Karten 74 und 75 (1928).

4) Über floristische Verwandtschaft zwischen dem tropischen Afrika und Amerika, sowie über die Annahme eines versunkenen brasilianisch-äthiopischen Continents. — Sitzb. Kgl. Preuß. Akad. Wissensch. Berlin 1905, 180—231.

zur Erklärung sei eine brasilisch-äthiopische Landverbindung erwünscht, und sein Bedauern ausgesprochen, daß die Geologen eine solche Brücke nur für eine so frühe Zeit wie den oberen Jura annähmen. Nach der Verschiebungstheorie nun liegen noch in Kreide und Eozän die einander zugekehrten Küsten Afrikas und Südamerikas dicht gegenüber, der Atlantik wäre eine schmale Bruchrinne. Dies würde also den Postulaten ENGLERs durchaus entsprechen. In der Tat würden jene floristischen Gemeinsamkeiten durch die Verschiebungstheorie erklärt. Ob aber die wirkliche Ursache damit gefunden wäre, ist mehr als zweifelhaft. Denn neben den neotropisch-afrikanischen Arealen haben wir afrikanisch-malesische und sogar neotropisch-malesische[1]), die zahlreicher als jene sind. Bei den ersteren würde die wenn auch schmale Landverbindung eine modernere Einwanderung zulassen. Aber die neotropisch-malesischen Areale (z. B. *Symplocos*, *Saurauia*) sind ohne die gezwungensten Hilfsannahmen unerklärlich für die Verschiebungstheorie, die doch das hohe Alter des Pazifik fordert und sogar die Annahme macht, er sei noch im Tertiär breiter gewesen als heute.

Die peritropischen Disjunktionen sind also nach der Verschiebungstheorie teils erklärbar, teils durchaus unerklärbar. Die Plusvarianten heben sich dabei gegen die Minusvarianten; ein positiver Überschuß, wie er da sein müßte, wenn wirklich Amerika und Afrika so lange innige Nachbarn geblieben wären, ist nicht vorhanden. Die eigentlichen Schwierigkeiten der peritropischen Gruppen bleiben ungelöst. Freilich muß man zugeben, daß hier die Grundlagen viel weniger gut erforscht sind als bei der Holarktis. Die genetische Pflanzengeographie der Tropen steht noch in den Anfängen, und so fällt ihr Verdikt gegen die Verschiebungstheorie weniger schwer ins Gewicht als die Argumente, die die vertieften Kenntnisse der holarktischen Floristik liefern.

Ein drittes Grundfaktum der Pflanzenverbreitung bietet sich auf der Südhalbkugel: von den Gebirgen der Sunda-Inseln über Neuguinea, die melanesischen Inseln, Australien und Neuseeland hinüber bis zum südlichen Amerika[2]) trifft man in den Floren einen bezeichnenden Komponenten, der seit langem als „antarktisch“ bezeichnet wird, obgleich er wohl aus heterogenen Teilen besteht.

---

1) Vgl. R. GOOD a Summary of Discontinuous Generic Distribution in the Angiosperms. In New Phytologist XXVI, 1927, 249—259. — Ohne kritische Prüfung sind die von GOOD gebildeten Klassen natürlich nicht verwendbar!

2) Vgl. L. DIELS in Ber. Freie Verein Pflanzengeogr. Syst. Bot. für 1919 (Berlin 1921), 45—59.

Auf den ersten Blick befindet sich auch diese Tatsache mit den Konstruktionen der Verschiebungstheorie in gutem Einklang. Denn diese bringen Australien und Südamerika während des Mesozoikums und noch zur Zeit des älteren Tertiärs in unmittelbaren Kontakt. Im Gewebe ihrer Floren wären danach also gleiche Fäden zu erwarten. In der Tat führen auf diesen Kontakt manche Autoren[1]) nicht nur das heutige Areal der Restionaceen, Grevilleoideen, Araucarien u. a. zurück, sondern auch das der südlichen *Caltha*, *Gentiana*, *Veronica* und *Euphrasia*. Dies würde ein hohes Alter dieser Gruppen voraussetzen. Denn vom Miozän ab löst sich jene Berührung dadurch, daß Australien mit Neuseeland sich in niederere Breiten verschiebt.

Diese Verschiebung ist das Wesentliche an der Theorie, und unsere kritische Betrachtung muß sich also auf sie richten. Wenn sie in der angenommenen Weise stattgefunden hätte, so müßte die australische Flora im Grundgewebe amerikanisch-antarktisch sein. Daß sie dies wäre, wird niemand behaupten können[2]). Zwar ist das „antarktische" Element in Australien bemerkbar, am deutlichsten am Ostsaume. Stärker aber herrscht, wie übrigens auch in Melanesien und dem nördlichen Neuseeland, eine Flora, die man als Variante der malesischen bezeichnen muß. Sie ist sehr mannigfach gegliedert; außer wenig abgeänderten malesischen Typen enthält sie auch fortgebildete Derivate von solchen, wie die Rutaceen, Sterculiaceen, *Acacia*, *Eucalyptus*. Die Herrschaft und Formenmannigfaltigkeit dieser malesischen Variante ist ganz unverständlich, wenn ein reger Austausch mit dem Norden, wie WEGENER (Entst. Kont. 62) sagt, „erst in jüngster Zeit begonnen hat". Dieser Ausspruch schon zeigt eine Auffassung, die mit den botanischen Tatsachen sich nicht verträgt. Dieselbe Einstellung aber äußert sich noch schärfer, wenn WEGENER hervorhebt, wie seltsam es sei, „daß Australien mit den (heute) so unendlich näher gelegenen Sunda-Inseln gar keinen Formenaustausch hatte, denen es wie ein Fremdkörper aus einer anderen Welt gegenüber liegt", und wenn er meint, seine Annahme, die den Abstand Australiens von Südamerika auf einen Bruchteil verringert und es andererseits von den Sunda-Inseln durch ein weites Tiefseebecken trennt, bedeute für die Erklärung der australischen Tierwelt eine Erlösung. Aber für die Flora wissen wir heute, daß jene Fremdheit Australiens zum großen Teil nur sozusagen phänotypisch ist, und daß im Grunde die alte paläotro-

---

1) z. B. IRMSCHER, Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente, p 216.

2) Vgl. L. DIELS, Die Pflanzenwelt von West-Australien (1906), 31 ff., 383 ff.

pische Flora mit ihren Abzweigungen das australische Festland und die melanesische Inselwelt bis nach Neuseeland beherrscht. Ein tertiäres Tiefseebecken zwischen Australien und den Stammländern der Paläotropis würde also keineswegs eine Erlösung für uns bedeuten, sondern würde uns vor ein viel größeres Rätsel stellen, als es die antarktischen Züge in Australien und Neuseeland tun.

Auf kleinere Gebiete, wie Madagaskar, Hawaii, Juan Fernandez, will ich jetzt nicht eingehen, obwohl WEGENER in seinem Buche (p. 59) ihre Floristik zur Stütze seiner Theorie heranzieht. Seine Beurteilung der Unterlagen ist nicht zutreffend, seine Schlüsse daher anfechtbar. Aber gegenüber den großen Tatsachen, die zur Besprechung standen, fallen diese Unstimmigkeiten nicht ins Gewicht.

Entscheidend für uns muß es sein:

daß erstens das floristische Sondergut des atlantischen Nordamerika keine Beziehungen zu Europa verrät, sondern ausgeprägt zum pazifischen Ostasien neigt,

daß zweitens die Relikten-Flora Europas durchaus mit Asien verwandt ist und keinen amerikanischen Zug wahrnehmen läßt,

und daß drittens die autochthone Flora Australiens in vielen tonangebenden Bestandteilen unverkennbar paläotropisches Gepräge trägt.

Diese wesentlichen Erscheinungen der Pflanzengeographie sind mit der Verschiebungstheorie nicht vereinbar. Es würde uns also in die Irre führen, sie auch nur als Arbeitshypothese anzunehmen. Die pflanzengeographische Forschung muß vielmehr autonom bleiben und ihre genetischen Probleme zunächst unabhängig bearbeiten, in Gemeinschaft mit der Paläobotanik und in zweiter Linie mit der Zoogeographie. Dies scheint mir unbestreitbar die Lehre zu sein, die aus der vorgeführten Sachlage sich ergibt. Darüber hinaus werden wir auch geogenetische Hypothesen uns nutzbar machen, doch nur von dem festen Boden botanischer Tatsachen aus. Gegenüber den zahlreichen Daten aus verschiedenen Wissenschaften, die die Verschiebungstheorie als ihr Rüstzeug aufgeboten hat, mögen diese botanischen Dinge zweiten Ranges erscheinen. Aber in Wahrheit gibt es da keine Rangordnung, und nur wenn auch das kleinste Element sich harmonisch einordnet, kann eine große Synthese von Bestand sein und bleibenden Wert für die Wissenschaft gewinnen.

(3.) Kurt Mothes: Die Wirkung des Wassermangels auf den Eiweißumsatz in höheren Pflanzen.

(Vorgetragen auf der Generalversammlung der Deutschen Botanischen Gesellschaft in Bonn, Pfingsten 1928.)

Die Untersuchungen, über die ich hier einen kurzen vorläufigen Bericht geben will, hatten zunächst nur den Zweck, eine gründliche Kenntnis der Reaktionen meines Versuchsmaterials zu vermitteln. Bei meinen Studien über den Eiweißumsatz und die Alkaloidbildung in abgeschnittenen und an der Pflanze verbliebenen Blättern kam es trotz peinlicher Versuchsanstellung immer wieder vor, daß einige Blätter Welkungserscheinungen zeigten. Es konnte nicht genügen, daß ich solches Material verwarf. Denn der Beginn des Welkens ist ja nur das augenfällige Kennzeichen eines unter Umständen schon weit fortgeschrittenen Wassermangels. Fand ich also in welkenden Blättern einen anomalen Ablauf der von mir untersuchten Stoffwechselvorgänge, mußte ich annehmen, daß auch ein geringerer Wassermangel, der noch nicht durch sichtbare äußere Merkmale in Erscheinung trat, derlei Abnormitäten bewirken konnte. Das war der Anlaß zu einigen Experimenten über die Wirkung des Wassermangels auf den Eiweißumsatz, wobei von Anfang an auch der Veränderung der Atmungsgröße Beachtung geschenkt wurde; doch kann ich hierauf nur beiläufig eingehen.

Leiden z. B. Sonnenblumen oder Tabakpflanzen unter Wassermangel, so beobachtet man bei nicht zu großer Lufttrockenheit zunächst ein Welken der untersten, ältesten Blätter, während die oberen Blätter turgeszent bleiben. Wir können abgeschnittene Tabakpflanzen in einer Atmosphäre mit etwa 70 % relativer Feuchtigkeit vier bis sechs Wochen ohne jede Wasserzufuhr liegen lassen und finden trotz des starken Welkens und Absterbens großer Pflanzenteile die jüngsten Blätter turgeszent und frisch grün; sogar ein Wachstum der Gipfelknospe und der Achselknospen tritt unter solchen Bedingungen ein. Diese Erscheinung ist genügend bekannt. Unter Hinweis auf die hohen osmotischen Werte und den xeromorphen Bau der oberen Blätter versuchte man eine Erklärung zu geben. Vermittels ihrer hohen Saugkräfte sollen die oberen Blätter in der Lage sein, den unteren Wasser zu entziehen und sich selbst so vor dem Welken zu schützen.

Eine eingehendere Analyse zeigt nun, daß nicht allein Wasser, sondern auch lösliche Stoffe aus den unteren Blättern auswandern. So werden in ihnen enorme Mengen von Reserveeiweißen mit großer Geschwindigkeit abgebaut, die primären Spaltprodukte teilweise auf oxydativem Wege umgewandelt und in der Form von Asparagin oder Glutamin fortgeschafft. Dieser lösliche Stickstoff wandert, soweit er nicht in den Achsenorganen liegen bleibt, in die jungen Blätter, in denen wir bei genügendem Wassergehalt intensive Eiweißsynthese beobachten. Daß ein solcher Transport löslicher, osmotisch wirksamer Substanz auch für den Kohlehydratumsatz gilt, konnte bisher nur wahrscheinlich gemacht werden. Das Welken der alten Blätter führt also zu einer Verminderung sowohl der quellbaren und damit wasserhaltenden, als auch der löslichen, osmotisch wirksamen Stoffe, und die jungen Blätter ziehen Nutzen aus den umgekehrten Prozessen: aus der Anreicherung von Eiweißen beziehentlich von deren Spaltprodukten. Die Saugwirkung des oberen Pflanzenteils erstreckt sich demnach nicht allein auf Wasser, sondern in besonderem Maße auch auf osmotisch wirksame Substanz. Den alten Blättern nützen also die Mobilisationen recht wenig. Der Wassermangel kann sogar die Unterschiede der Quellkräfte und der osmotischen Kräfte zwischen oberen und unteren Blättern zugunsten der oberen weiter verstärken. So müssen diese Translokationen zu einer Verarmung an Substanz und ernsten Schädigung der alten Blätter führen, wobei zu beachten ist, daß in den welkenden Organen die CO_2-Assimilation stark gehemmt oder gar sistiert ist, der Verlust also nicht durch neue Synthese kompensiert werden kann.

Welken infolge starker oder plötzlicher Wasserabgabe auch die jüngsten Blätter, so beobachten wir auch in ihnen eine Mobilisierung der Eiweiße, doch ist diese weniger intensiv, die Auswanderung der Spaltprodukte geht langsamer vor sich: die schädlichen Folgen sind viel geringer.

Bevor ich nun auf eine Analyse dieser Erscheinungen eingehe, muß ich bemerken, daß ich mich hier nicht mit jener zweiten Phase des Wassermangels beschäftige, die durch ein großes Sättigungsdefizit charakterisiert wird. Dieses bewirkt eine irreversible Entquellung und mechanische Deformation des Protoplasmas. Sie führt zum Tode der welkenden Organe, die ohne beträchtlichen Eiweißschwund unter Beibehaltung ihrer normalen grünen Farbe absterben; unter Wasser gebracht werden sie selten wieder turgeszent. Diese durch plötzlichen großen Wassermangel

bewirkten Erscheinungen haben hier für uns kein Interesse; sie spielen auch in der Natur eine untergeordnete Rolle. Freilich läßt sich zahlenmäßig die Grenze zwischen dieser zweiten Phase und der ersten eines geringeren Wassermangels sehr schwer festlegen. Nicht allein die verschiedenen Pflanzenarten und ihre Ökotypen unterscheiden sich ganz beträchtlich, sondern auch die einzelnen Blätter von ein und derselben Pflanze, etwa derart, daß die jüngeren Blätter einen relativ größeren Wasserverlust ertragen als die alten.

Die erste Phase wird also durch ein relativ geringeres Sättigungsdefizit charakterisiert. Solche Blätter mobilisieren während der Dauer des Wassermangels meist viel Eiweiß, und unter Wasser gebracht werden sie wieder turgeszent. Die Entquellung des Protoplasmas ist reversibel, und das Leben, die lebenswichtigen Funktionen, Assimilation und Atmung, dauern nach der Wiederherstellung des Turgors an. Das erwähnt z. B. MAXIMOW; aber ich vermisse bei ihm Zeitangaben, wie lange solche genesene Blätter zu leben vermögen.

Eine eingehendere Untersuchung wieder turgeszent gewordener Pflanzen namentlich nach längerem oder periodisch wiederholtem geringerem Welken zeigt nämlich, daß vor allem bei den ältesten, untersten Blättern diese Erholung nur eine scheinbare ist; sie vergilben und sterben ab, zumindestens früher als die gleichaltrigen Blätter nicht gewelkter Pflanzen. Somit müssen diese Organe doch eine bleibende Schädigung davongetragen haben. Sie wird aber voraussichtlich ganz anderer Natur sein als die in der zweiten Phase des Welkens; denn die Quellkräfte sind diesmal erhalten geblieben. Da sich nun verschieden stark gewelkte Blätter in der Menge des mobilisierten Eiweißes unterscheiden, war zu untersuchen, ob hier die Ursache der angedeuteten Erscheinung liegen könnte.

Ich muß nun vorausschicken, daß — soweit bisher beobachtet — alle Blätter einer Minimalmenge Proteins bedürfen, um zur Eiweißsynthese und auch zur Photosynthese, d. h. überhaupt zum Leben fähig zu sein. Die Verdunkelung von Blättern, die eine Veratmung von Eiweißen verursacht, bewirkt z. B. dann eine irreversible Schädigung, wenn namentlich das Chloroplasteneiweiß in solchem Maße mobilisiert worden ist, daß — vielleicht durch Zerstörung der lebenswichtigen kolloiden Systeme — auch unter günstigen Bedingungen nach Aufhebung der Verdunkelung oder bei künstlicher Darbietung von Kohlehydraten und N-haltigen Substanzen keine neuerliche Eiweißregeneration einsetzen kann. Enteiweißte Chloro-

plasten sind unfähig, Eiweiß zu bilden. Eine solche Zertrümmerung der Proteinmoleküle findet also auch in welkenden Blättern statt; der Welkungsgrad selbst kann dabei sehr gering sein, wenn nur der Wassermangel andauert oder häufig sich wiederholt. Das lebengefährdende Fortschreiten dieses Prozesses ist äußerlich ganz wie bei verdunkelten Blättern durch die Veränderung der Blattfarbe von grün zu gelb erkennbar.

Die Schädlichkeit des Welkens beruht also nicht allein auf dem Entzug von Wasser und der dadurch bewirkten Deformation der Kolloide, sondern auch auf dem Entzug von quellbarer Substanz. Wir sind noch sehr im unklaren, wie weit diese Kolloide nicht allein als Substrat physiologischer Prozesse, sondern auch als wasserhaltende Körper lebenswichtig sind. Für eine solche Bedeutung spricht eine andere Beobachtung: verdunkelte Blätter, die infolge andauernden Kohlehydratmangels ihre Eiweiße mobilisieren und veratmen, zeigen parallel der Proteinabnahme eine Verringerung des Frischgewichtes. Sie sterben auch in feuchtigkeitsgesättigtem Raume unter Welkungserscheinungen ab. Unter Wasser gebracht werden sie selten wieder turgeszent.

So erkennen wir nun, daß tatsächlich die Ursachen der Schädigung von welkenden Organen bei verschieden starkem und verschieden langem Wasserentzug uneinheitlich sind: Das eine Mal bewirkt zu starker Wasserentzug eine mechanische Deformation des Protoplasten. Das hat ILJIN in neuer Zeit durch schöne Experimente dargelegt. Das andere Mal bewirkt anhaltendes oder wiederholtes schwaches Welken chemische Umsetzungen von solchem Ausmaße, daß wichtige physikalisch-chemische Systeme, z. B. die Chloroplasten, verändert, zerstört werden, und somit nach Aufbrauch der vorhandenen Betriebsstoffe der Tod einsetzen muß. Es wird aber auch klar, daß die für den Ökologen gleichwertig zu setzenden Wirkungen plötzlichen starken und anhaltenden schwachen Wassermangels — die beide zum Tode der Organe führen — für den Physiologen ungleichwertige sind. Der Unterschied liegt also darin, daß einmal der Wasserentzug die vorhandenen quellbaren Substanzen ihrer Funktionstüchtigkeit beraubt, daß das andere Mal der Schwund der quellbaren Stoffe selbst bei Wasserzufuhr das Substrat der physiologischen Prozesse nicht regenerieren läßt.

Daß im übrigen alte Blätter unter diesem Prozeß mehr zu leiden haben als junge, liegt daran, daß sie ohnehin wesentlich weniger Eiweiß in den Chloroplasten besitzen. Es ist leichter, diesen Proteingehalt unter das lebengefährdende Minimum herab-

zudrücken. Dazu kommt ihre geringe synthetische Kraft, auf die ich in meinen früheren Arbeiten hingewiesen habe; bei ihnen übertrifft auch normalerweise der Proteinabbau die Synthese. Welken verschiebt also den Eiweißumsatz noch mehr zugunsten des Abbaus, oder wie wir auch sagen können: Welken beschleunigt das Altern der Blätter. Denn das Altern wird charakterisiert durch eine Verminderung der synthetischen Kraft, und diese hängt in starkem Maße von dem Gehalt an Eiweißen ab.

So kommen wir zu der Auffassung, daß die jungen Blätter gegenüber den alten trockenresistenter sind, nicht allein, weil sie hohe osmotische Werte aufweisen, vorteilhafteres Wasserleitungssystem haben, zahlreichere und leistungsfähigere Spaltöffnungen und vakuolenarme, austrocknungsfähige Protoplasten, sondern auch weil ihr Reichtum an Eiweiß eine zu schnelle Herabminderung des Gehaltes an diesem lebenswichtigen Stoff unter die erträgliche Grenze erschwert.

Damit ist nur eine Skizze gegeben. Über die kausalen Zusammenhänge zwischen Wassermangel und Eiweißabbau ist noch nichts gesagt. Der Klärung dieser Frage dienen Untersuchungen an abgeschnittenen Blättern, die uns übersichtlichere Verhältnisse bieten als an Pflanzen befindliche. Aber ihre Vorteile bergen Nachteile in sich: so hemmt die verhinderte Ableitung löslicher Eiweißspaltprodukte die weitere Aufspaltung der Eiweiße. Das ist auch die Ursache, weshalb junge Blätter, die meist reicher an proteolytischen Enzymen sind, beim Welken an der Pflanze geringeren Eiweißabbau zeigen als die alten; denn im Gegensatz zu den älteren, unteren Blättern befinden sich über den jungen keine Organe, die vermittels höherer Saugkräfte aus ihnen die Eiweißspaltprodukte entfernen. In ihnen wird also nicht immer neu das chemische Gleichgewicht Eiweiß-Eiweißspaltprodukte zugunsten der letzteren verschoben, vielmehr stellt sich binnen kurzem ein stationäres Gleichgewicht ein. Abgeschnittene Blätter ähneln deshalb in dieser Eigenschaft mehr den an der Pflanze verbliebenen jungen: in beiden wird die Proteolyse durch Anhäufung der Abbauprodukte früh gebremst. Die chemischen Gleichgewichte werden also in isolierten Organen in ganz anderer Weise beeinflußt als in der intakten Pflanze. Trotzdem können wir aus den Untersuchungen an abgeschnittenen Blättern einige Ergebnisse ableiten:

Wir prüfen zunächst, wieweit die Atmungsgröße den Eiweißumsatz beeinflußt. Durch die Arbeiten ILJINs und COLLORIOs wissen wir, daß in welkenden Blättern eine höhere Atmungsintensität herrscht als in normalen. Das gilt allerdings nicht all-

gemein, und vor allem reichen die vorhandenen Angaben nicht aus zur Begründung der Ansicht, daß Wassermangel direkt die Atmungsgröße steigere. Der Zustand der Spaltöffnungen, die Anreicherung mit löslichen Kohlehydraten, das Alter der Blätter spielen eine große, bisher zu wenig beachtete Rolle. Ohne daß ich mich für eine direkte Beziehung zwischen Wassergehalt und Kohlensäureausscheidung jetzt schon einsetzen will, kann ich an *Helianthus, Nicotiana* und *Phaseolus* die oben zitierten Befunde anderer Forscher bestätigen; aber nur soweit, als Wassermangel zunächst eine Steigerung der Atmungsgröße bewirkt. Diese sinkt aber bei noch größerem Sättigungsdefizit bald unter das normale Maß. Wir können nicht sagen: Welken steigert die Atmung, sondern nur, daß die Atmungskurve welkender, verdunkelter Blätter bei einem bestimmten Wassergehalt aus bisher nur ungenügend analysierten Ursachen ein ausgesprochenes Maximum besitzt. Allgemein scheint die Tatsache zu gelten, daß junge Blätter und solche ausgesprochen dürreresistenter Pflanzen das Maximum ihrer Atmungsgröße bei geringerem Wassergehalt haben als alte Blätter oder Schattenpflanzen. Die Verschiebung der Kurven scheint in bestimmtem Verhältnis zur Dürreresistenz oder zur Austrocknungsfähigkeit der Protoplasten zu stehen.

Nun wissen wir, daß im allgemeinen Eiweiße einem oxydativen Abbau zum Zwecke der Energiegewinnung nur dann unterliegen, wenn das spezifische Atmungsmaterial, die Kohlehydrate, verbraucht sind. Demnach spräche das beobachtete Vorhandensein verfügbarer Kohlehydrate zur Zeit beginnender Proteolyse nicht dafür, daß der Eiweißumsatz in welkenden Blättern analog ist dem in verdunkelten, hungernden Organen. Der Eiweißabbau bei Wassermangel ist nicht oder braucht nicht zu sein eine Folge des Atmungsmaterialmangels. Das wird durch eine eingehende Analyse des Eiweißabbaus deutlich. In verdunkelten Blättern beginnt dieser erst nach Aufbrauch der Kohlehydrate etwa am zweiten oder dritten Tag, bei welkenden aber sofort; die Gegenwart leicht verfügbarer Betriebsstoffe hindert ihn nicht. In beiden Versuchen nimmt aber nach einigen Tagen die Proteolyse einen gleichen Verlauf, der durch den verringerten Vorrat an Eiweißen und die Ansammlung der Spaltkörper bedingt ist.

Nun finden sich in der Literatur auch Fälle, wonach durch plötzliche Steigerung der Atmung trotz genügenden Kohlehydratvorrates Proteine oxydativ abgebaut wurden, vielleicht als Folge der allgemeinen Intensivierung des Stoffwechsels, in den die Eiweiße mit hineingerissen werden. Dagegen scheint der Befund zu

sprechen, daß die Tätigkeit der Atmungsfermente und die der proteolytischen Fermente eine verschiedene Abhängigkeit vom Wassergehalt zeigen. Beide Prozesse weisen ein ausgesprochenes Maximum auf, das aber verschiedenem Wassergehalt zugeordnet ist. Im übrigen liegen diese Verhältnisse sehr kompliziert, weil die Mobilisierung der Eiweiße nicht dem einfachen chemischen System Eiweiß-Eiweißspaltprodukte entspricht, sondern diese Spaltprodukte sekundären Umwandlungen unterliegen, und wir wissen noch nicht, wie weit die dadurch entstehenden Stoffe (Asparagin, Glutamin) das Gleichgewicht der Proteolyse ebenso beeinflussen wie die primären Spaltkörper. Ich will also nicht behaupten, daß keine Beziehungen zwischen Atmungsgröße und Proteolyse in welkenden Blättern gegeben sind. Sie liegen aber nicht klar. Vielleicht sind sie auch indirekter Art, etwa so, daß der Wassermangel direkt eine Proteolyse bewirken kann, die dabei entstehenden Aminosäuren die Diastase aktivieren und die so gebildeten löslichen Kohlehydrate die Atmung beeinflussen könnten. Mancherlei Literaturbefunde ließen sich für einen solchen Kausalzusammenhang verwerten. Doch fehlen noch alle beweiskräftigen Experimente.

In der Tatsache, daß sowohl die Atmungskurve als auch die der Proteolyse ausgesprochene Maxima besitzen und ein größerer Wassermangel ihr Absinken unter das normale Maß bewirkt, finden wir übrigens eine Erklärung für eine andere überraschende Beobachtung: Es zeigt sich, daß z. B. Blätter mittleren Alters von der Sonnenrose einen höheren Grad des Wasserverlustes länger zu ertragen vermögen als einen niederen, sofern das Welken eben nicht so intensiv ist, daß augenblicklich eine mechanische irreversible Deformation des Plasmas eintritt. Diese Erscheinung wird nun verständlich. Sofern wir nur im Bereich reversibler Plasmaentquellung arbeiten, wird ein größeres Wasserdefizit erträglicher sein als ein geringeres, weil die verringerte Atmung und die geschwächte Proteolyse einen sparsameren Verbrauch von Kohlehydraten und Eiweißen bewirken. So gewelkte Blätter vermögen sich im Dunkeln länger am Leben zu erhalten als turgeszente. Offenbar hat diese Erscheinung eine große ökologische Bedeutung.

Eine andere Erklärungsmöglichkeit für den intensiveren Eiweißabbau in welkenden Blättern sahen wir in der Abhängigkeit der Aktivität der proteolytischen Enzyme von ihrer Konzentration. Hat man doch von verschiedener Seite angenommen, daß die intensive Stärkehydrolyse beim Welken mit einer Konzentration der Diastase zusammenhänge. Ich habe verschieden stark gewelkte Blätter mit übereinstimmendem Eiweißgehalt zerrieben und der

Autolyse bei 37° mit und ohne Anwendung von Puffern unterworfen und beobachtet, daß die welken Blätter größere Aktivitäten ihrer proteolytischen Fermente aufwiesen als frische, wenn auch die Differenzen nicht sehr groß waren. Für die Bedeutung der Versuche ist wichtig, daß im wässerigen Autolysat aller Versuche die gleichen Mengen Frischgewicht im turgeszenten Zustand gewogener Blätter sich befanden. Die Konzentration der Fermente mußte also bei allen Objekten gleich sein, falls ihre absoluten Mengen übereinstimmten. Wenn also eine unterschiedliche Aktivität in Erscheinung trat, müssen wir annehmen, daß das Welken tatsächlich eine Vermehrung der Proteasen oder ihre stärkere Aktivierung veranlaßte. Wir stützen diese Ansicht durch folgende Beobachtung: Legen wir Bohnenblätter im Dunkeln auf Zuckerlösungen verschiedener Konzentration, so beobachten wir bei geringerer Konzentration (5 %) einen schwächeren Eiweißabbau. Die Plasmolyse bewirkt also ähnliche Erscheinungen wie das Welken. Dieser Versuch ist zugleich ein Beweis dafür, daß der Eiweißabbau bei Wassermangel nicht in einem Mangel an Kohlehydraten seine Ursache hat. Denn es wäre nicht einzusehen, warum dann von einem bestimmten Wert an eine Erhöhung der Kohlehydratkonzentration eine Intensivierung der Proteolyse bewirken könnte.

Da liegt es nahe, im Eiweißabbau eine ähnliche Erscheinung zu vermuten wie in der Stärkehydrolyse welkender Blätter und ihm eine ähnliche biologische Bedeutung zuzuschreiben. Ich stehe solcher Ansicht sehr skeptisch gegenüber. Zunächst geht die Proteolyse viel langsamer vor sich, sie setzt nicht mit der Plötzlichkeit ein wie die Stärkeumwandlung. Dann können wir schwerlich sagen, ob die Vernichtung quellbarer Eiweiße und ihre Umwandlung in osmotisch wirksame Spaltkörper die wassersaugenden Kräfte der Zelle wesentlich steigert. Die Gleichgewichte Eiweiß-Aminosäuren und Stärke-Zucker sind also mit Rücksicht auf den Wasserhaushalt keine gleichwertigen; denn beide Systeme unterscheiden sich durch die Quellkräfte ihrer unlöslichen Phase. Und dann beobachten wir ja, daß namentlich aus älteren Blättern die Spaltprodukte auswandern. Sie gelangen also gar nicht zu osmotischer Wirksamkeit am Ort ihrer Entstehung. Im Gegenteil scheint für die welkenden Organe der Eiweißentzug eine sehr schädliche Erscheinung zu sein. Vielleicht gilt dasselbe für den Stärkeabbau welkender Organe, der bisher im wesentlichen auch nur an abgeschnittenen Blättern studiert worden ist. Aber wir dürfen nicht unberücksichtigt lassen, daß diese

Prozesse den jungen Blättern große Vorteile bieten: ihre Quellkräfte und Saugkräfte werden erhöht, damit wird aber die Dürreresistenz der gesamten Pflanze beträchtlich gesteigert. Die Preisgabe einiger, unter Umständen ohnehin nicht mehr sehr funktionstüchtiger Organe bewirkt also größere Lebensfähigkeit der ganzen Pflanze, oder — wie ich mich ausdrücken will — eine Erhaltung der Ganzheit.

Diese Untersuchungen stellen erst einen Anfang dar. Sie haben ihren Zweck, eine Kenntnis der Reaktionen meines Versuchsmaterials zu vermitteln, erfüllt. Sie haben darüber hinaus vielleicht gezeigt, wie man auch in ökologischen Fragen nicht allein mit der Berücksichtigung von Transpiration, Assimilation und Atmung wird auskommen können, daß vielmehr eine vergleichende Untersuchung des Eiweißumsatzes gerade für die Frage der Dürreresistenz von großer Bedeutung ist. Mir erscheint eine Reihe von Problemen, z. B. das des sommerlichen Laubfalls, auf Grund der mitgeteilten Untersuchungen einer neuen, aussichtsreichen Behandlung zugänglich.

Diese Untersuchungen wurden im Botanischen Institut der Universität Halle ausgeführt. Meinem hochverehrten Chef, Herrn Professor Dr. KARSTEN, und der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft danke ich bestens für die Förderung meiner Studien.

(4.) Hans Gradmann: Die Bedeutung von Saugkraft und Wasserleitvermögen des Bodens für die Pflanze.

(Vortrag, gehalten auf der Generalversammlung der Deutschen Botanischen Gesellschaft am 31. Mai 1928 in Bonn.)

Man darf wohl sagen, daß kein Faktor von größerer Bedeutung für den Pflanzenwuchs ist als das Wasser, keiner von größerem Einfluß auf die Pflanzenverbreitung, keiner mannigfaltiger abgestuft.

Aus der Pflanzenverbreitung scheint auch hervorzugehen, daß dabei die Wasserverhältnisse des Bodens die wichtigste Rolle spielen, eine viel bedeutendere als die Verhältnisse der Atmosphäre. Wenn wir aber gefragt werden, worin nun diese Verschiedenheiten des Bodens an den verschiedenen Standorten bestehen, so haben wir darauf heute keine rechte Antwort. Während über die Verdunstungsverhältnisse der Atmosphäre schon eine Reihe guter Untersuchungen vorliegt, wissen wir über die Wasserverhältnisse des Bodens fast gar nichts. Wir kennen im besten Fall die Wassermengen, die sich irgendwo im Boden befinden und vielleicht auch die Mengen, die davon für die Pflanzen unter allen Umständen unverwertbar sind, nicht aber die Kräfte, mit denen das Wasser vom Boden festgehalten wird und den Widerstand, den er dem Nachströmen des Wassers zu den Wurzeln hin entgegensetzt. Nur soweit diese Kräfte auf dem Salzgehalt des Bodenwassers beruhen, wurden sie neuerdings durch STOCKER (1928) untersucht. Diesen Fall wollen wir hier aus dem Spiele lassen. Sonst aber wurde immer nur indirekt aus den hohen osmotischen Werten der Pflanzen auf große Bodenwiderstände geschlossen. Aufgabe der modernen Ökologie muß es sein, die Standortsbedingungen unmittelbar zu erfassen.

Über die Bewegungen des Wassers innerhalb der Pflanze und die dabei wirksamen Kräfte sind wir weitgehend unterrichtet durch die Untersuchungen der letzten beiden Jahrzehnte. Nun handelt es sich darum, diese Erkenntnis auch auf die Verhältnisse im Boden auszudehnen.

Die Wasserbewegung vom Boden durch die Pflanze zur Luft wird im allgemeinen gewährleistet durch die Potentialdifferenz zwischen den geringen Saugkräften des Bodens und den hohen der Luft. Die Pflanze hat dabei im wesentlichen nur die Aufgabe, das Gefälle so zu gestalten, daß die Saugkräfte innerhalb der

Pflanze nicht über eine gewisse Größe ansteigen. Das geschieht durch Herabsetzung der Leitungswiderstände innerhalb der Pflanze und durch Erhöhung des Leitungswiderstands an der Pflanzenoberfläche, d. h. durch Transpirationsschutzmittel, die keiner höheren Landpflanze fehlen.

Die Aufrechterhaltung niederer Saugkräfte innerhalb der Pflanze muß aber nun sehr erschwert werden, wenn schon der Boden wesentliche Saugkräfte entwickelt, oder auch, wenn bei abnehmendem Wassergehalt des Bodens die Zuleitung des Wassers verlangsamt wird, wenn sich also zu den Widerständen in der Pflanze auch noch Widerstände im Boden gesellen. Soviel läßt sich schon theoretisch voraussagen: bei fortdauernder Wasserentnahme aus dem Boden kommt sicher einmal der Zeitpunkt, wo die Bodensaugkraft ansteigt oder wo die Wasserleitung erschwert wird. Sicher erhält dann eine Pflanze noch mehr Wasser, wenn ihre Wurzeln noch höhere Saugkräfte zu entwickeln vermögen. Es fragt sich nur: wieviel? Sind es irgendwie erhebliche Wassermengen, die der Pflanze dadurch zufließen? Das wird von zwei Seiten her bestritten, aus Gründen der Statik und aus Gründen der Dynamik.

Auf der einen Seite kam WALTER vor drei Jahren auf Grund der damals vorliegenden, spärlichen Literaturangaben zu der Ansicht, daß, wenn einmal bei gleichmäßigem Wasserentzug im Boden mäßige Saugkräfte auftreten, diese dann vollends sehr rasch ansteigen, so daß „eine weitere starke Steigerung der Saugkraft in den Wurzeln der Pflanze derselben nur sehr geringe neue Wassermengen zugänglich machen würde und somit wohl nur geringen Wert hat“ (1925, S. 33).

Auf der andern Seite glaubt VERSLUYS (1916, S. 69), daß eine höhere Saugkraft den Pflanzen deshalb keinen Nutzen bringen könne, weil sehr frühzeitig der sogenannte penduläre Zustand des Bodenwassers eintrete, in dem nach den Ergebnissen von VERSLUYS das Wasser des Bodens unbeweglich wäre.

Wenn auch nur eine dieser beiden Möglichkeiten zuträfe, dann gäbe es eine scharfe Grenze zwischen leicht zugänglichem und unzugänglichem Wasser im Boden, wie es ja auch in der Bodenkunde heute noch gewöhnlich dargestellt wird. Für die Pflanze hätte es keinen Vorteil, höhere Saugkräfte zu entwickeln und für den Ökologen keinen Zweck, die Saugkräfte des Bodens zu messen. Es käme tatsächlich nur auf die Menge des im Boden vorhandenen zugänglichen — für alle Pflanzen gleich zugänglichen — Wassers an.

Auf Grund umfangreicherer Untersuchungen über die Wasserverhältnisse im Boden glaube ich, auf die aufgeworfenen Fragen eine gewisse Antwort geben zu können. Ich entnehme diesen Untersuchungen, die an anderer Stelle ausführlich mitgeteilt werden sollen, nur soviel, als für unsere Fragen von Bedeutung ist, zunächst für die statische Frage.

Mit Hilfe eines besonders konstruierten „Lösungshygrometers", das auf der Einstellung einer Lösung auf einen bestimmten Dampfdruck beruht, wurden die Beziehungen zwischen Wassergehalt und Saugkraft an verschiedenen Böden untersucht und kurvenmäßig dargestellt. Derartige Untersuchungen wurden in den letzten Jahren mehrfach durchgeführt, zuletzt durch BACHMANN (1927). Doch dürften meine Ergebnisse in dem fraglichen Gebiet hoher Sättigung wohl zurzeit die genauesten sein. Aus diesen Kurven läßt sich nun entnehmen, wieviel Wasser ein Boden abgibt, wenn seine Saugkraft um einen bestimmten Betrag ansteigt. Wir greifen den Fall heraus, daß eine Saugkraft von 14 Atmosphären sich verdoppele. 14 Atmosphären entsprechen nämlich den höchsten osmotischen Werten, die HANNIG (1912) bei Wurzeln einheimischer Pflanzen gefunden hat. Durch diese Pflanzen könnte also dem Boden im besten Fall soviel Wasser entzogen werden, bis er dieselbe Saugkraft erreicht hat. Die folgende Tabelle gibt an, wieviel mehr Wasser (bei genügender Leitung) eine solche Pflanze bekommen würde, die ihre Saugkraft auf die doppelte Höhe steigern könnte.

Wasserabgabe verschiedener Böden bei Erhöhung der Saugkraft von 14 auf 28 Atmosphären (in Volumprozenten).

Boden	
Grober Diluvialsand	0,6
Humoser Sand	1,0
Lehm	1,7
Moorboden	2,0
Ackerboden	2,4
Torfboden	2,4
Strenger Ton	4,5

Es würden demnach, wenn wir von ganz groben Sanden absehen, bei der angegebenen Saugkraftsteigerung eine weitere Wassermenge von etwa 1—4 Prozenten des Bodenvolums verfügbar.

Die Bedeutung einer solchen Wassermenge für extreme Xerophyten scheint außer Zweifel. Denken wir etwa an einen Strauch einer Halbwüste, dessen Wurzeln 1 Kubikmeter Boden

durchziehen. Hier bedeuten 1—4 Volumprozente 10—40 Liter, und das ergäbe auf einen Quadratmeter Erdoberfläche eine Wasserschicht von 1—4 cm Höhe, also etwa soviel wie die durchschnittlichen Niederschläge eines Monats an solchem Standort.

In weniger extremen Fällen könnte diese Wassermenge unbedeutend erscheinen im Vergleich mit der Gesamtmenge, die einer Pflanze im Laufe des Jahres zur Verfügung steht. Allein dieser Vergleich beruht auf einer falschen Voraussetzung. Die 10—40 Liter Wasser pro Kubikmeter in Zeiten der Not bedeuten etwas ganz anderes als dieselbe Menge zu Zeiten, wo reichlich Wasser vorhanden ist. Den Xeromorphen ist sicher eine sehr starke Einschränkung der Transpiration möglich. Wenn neuerdings bei Xeromorphen oft sehr hohe Transpirationswerte gefunden wurden, so ist die Bedeutung solcher Befunde meines Erachtens vielfach überschätzt worden. Sie beweisen ja nur, daß die Transpiration während der Assimilationstätigkeit sehr stark sein kann. Fälle, wo die Transpiration aufs äußerste eingeschränkt wird, mögen verhältnismäßig selten vorkommen und daher leicht der Beobachtung entgehen. Aber gerade sie müssen von entscheidender Bedeutung sein. Dann können auch relativ geringe Wassermengen im Boden genügen, der Pflanze über die ungünstigste Zeit hinwegzuhelfen. Dann sind diese Wassermengen, die durch erhöhte Saugkräfte verfügbar werden, sicher von hoher Bedeutung.

Und nun zur Frage der Wasserleitung. Meine Untersuchungen bringen zum großen Teil eine Bestätigung der Ergebnisse von VERSLUYS (1916). Die adsorptiv gebundenen Wasserhüllen sind entgegen der herrschenden Meinung außerordentlich dünn und kommen für die Wasserleitung im Boden kaum in Betracht. Die Beweglichkeit des Bodenwassers hängt also fast nur von dem jeweiligen Zustand des Kapillarwassers ab, und hier bin ich in Anlehnung an VERSLUYS zu folgender Einteilung gelangt:

repletärer Zustand: ein zusammenhängender Wasserkörper im Boden vorhanden, aber kein zusammenhängender Luftkörper (nur isolierte Luftblasen);

funikulärer Zustand: ein zusammenhängender Wasserkörper und gleichzeitig ein zusammenhängender Luftkörper vorhanden;

pendulärer Zustand: kein zusammenhängender Wasserkörper, nur zusammenhängender Luftkörper vorhanden.

Im pendulären Zustand, wo nur vereinzelte Wassertropfen oder isolierte Wasserkörper von beschränkter Ausdehnung sich im

Boden befinden, kann keine wesentliche Wasserleitung vor sich gehen. Da in den grobkörnigen, von VERSLUYS untersuchten Böden der penduläre Zustand schon bei geringen Saugkräften eintritt, wird hier die Wasserleitung sehr frühzeitig unterbrochen, und eine Entwicklung höherer Wurzelsaugkräfte bleibt dann ohne Erfolg. Insofern kann ich die Ergebnisse von VERSLUYS bestätigen. Es ist aber falsch, diese Ergebnisse ohne weiteres auch auf feinkörnige Böden zu übertragen.

Denken wir uns einen feinkörnigen Boden, der ein getreues Abbild eines grobkörnigen darstelle, nur 100 mal verkleinert. Bei gleichem prozentualen Gehalt an Kapillarwasser herrscht dann auch eine gleichartige Verteilung des Kapillarwassers. Der Übergang vom günstigen funikulären zum ungünstigen pendulären Zustand erfolgt in beiden Fällen bei gleichem Wassergehalt. Aber die Menisken im feinkörnigen Boden sind 100 mal kleiner als im grobkörnigen, die Saugkräfte demgemäß 100 mal größer. Daß diese, zunächst rein deduktiv abgeleiteten Beziehungen tatsächlich bestehen, haben meine Versuche mit Sanden verschiedener Korngröße gezeigt. Der Übergang zum pendulären Zustand erfolgt also in feinkörnigen Böden erst bei höheren Saugkräften, und solange der funikuläre Zustand besteht, ist der Wasserzustrom zu den Wurzeln natürlich um so lebhafter, je höher ihre Saugkräfte sind.

Unsere Antwort auf die Frage nach der Bedeutung von Saugkraft und Wasserleitvermögen des Bodens für die Pflanze ist nur allgemeiner Art. Wir konnten nur zeigen, daß für die Pflanzen die Möglichkeit besteht, die Saugkräfte des Bodens und seine Leitungswiderstände durch eigene erhöhte Saugkräfte bis zu einem gewissen Grad zu überwinden. Wie weit diese Möglichkeiten von den einzelnen Pflanzen ausgenutzt werden, müssen Einzeluntersuchungen zeigen, vor allem einmal Untersuchungen über die Bodensaugkräfte an natürlichen Standorten, und zu diesem Zweck ist die erwähnte Methode der Saugkraftmessung in erster Linie ausgearbeitet worden.

Trotzdem scheint es mir nicht überflüssig, wenn wir versuchten, uns zunächst über die Möglichkeiten klar zu werden, die durch die Bodenverhältnisse gegeben sind. Letzte Aufgabe der Ökologie ist es ja nicht, die Standortsbedingungen der verschiedenen Pflanzen festzustellen, sondern auch zu zeigen, auf welche Weise sie unter diesen Bedingungen ihre Lebensbedürfnisse zu befriedigen vermögen, und dafür ist ein tiefergehendes Verständnis für die Wasserverhältnisse des Bodens eine der wichtigsten Voraussetzungen.

Literatur.

BACHMANN, F. (1927): Über die Beziehungen zwischen dem Wassergehalte des Bodens und seinem Wasserdampfdrucke, sowie über diejenigen zwischen der Saugkraft des Bodens und dem Welken der Pflanzen. Planta 4.

HANNIG, E. (1912): Untersuchungen über die Verteilung des osmotischen Druckes in der Pflanze in Hinsicht auf die Wasserleitung. Ber. der Deutschen Bot. Ges. 30.

STOCKER, O. (1928): Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen vom Standpunkte einer experimentellen und vergleichenden Pflanzengeographie aus. Jena. Botanische Abhandlungen, Heft 13.

VERSLUYS, J. (1916): De capillaire werkingen in den bodem. Diss. Amsterdam. Auszug in den Internationalen Mitteil. f. Bodenkunde 7, 1917.

WALTER, H. (1925): Der Wasserhaushalt der Pflanze in quantitativer Betrachtung. Naturwissenschaft und Landwirtschaft, Heft 6.

(5.) Karl Höfler: Über Kappenplasmolyse.

(Mit 1 Abbildung im Text.)

Wenn man Pflanzenzellen in hypertonische Lösungen einbringt, so kann der Plasmolyseeintritt auf verschiedene Art erfolgen. Der Protoplast bleibt entweder stellenweise an der Wand haften und bildet während der Kontraktion zunächst tiefe konkave Buchten aus — konkave Plasmolyse, oder der Protoplast löst sich von der Wand leicht ab und erlangt bald, selbst schon bevor die Volumverkleinerung beendet ist, konvexen Umriß — konvexe Plasmolyse. Allbekannt ist ferner die Ausbildung von Plasmafäden und -strängen zwischen dem sich kontrahierenden Protoplasten und der Zellwand, seinerzeit von HECHT, später zumal von HANSTEEN-CRANNER ausführlich untersucht, woran sich jüngere Arbeiten von WEBER, PRÁT, CHOLODNY, WEIS u. a. schließen. — Ein erklärendes Prinzip für die Formverschiedenheit während der Kontraktion hat dann zuerst WEBER (1921, 1924a) gegeben, der auf den Einfluß der Viskosität des Plasmas hinweist. Konkave oder eckige Plasmolyseformen deuten auf relativ hohe, konvexe Formen auf relativ niedere Viskosität; das Auftreten zahlreicher, sich lang erhaltender Plasmafäden spricht für höhere Viskosität, das Fehlen oder frühe Verschwinden der Fäden für niederere. Das Studium der Kontraktionsbilder während des Eintritts der Plasmolyse ist heute erfreulicherweise allgemein im Gang.

Auch die Untersuchung, über die ich hier in vorläufiger Form[1]) berichten will, betrifft spezielle Plasmolyseformen, doch solche im perfekten Stadium der Plasmolyse, im Stadium, wenn der Protoplast im hypertonischen Medium längst seine endgültige Größe und meist auch seine perfekte, konvexe Umrißform erreicht hat.

Wenn man einen Flächenschnitt von der Außenseite einer roten Zwiebelschuppe von *Allium cepa* etliche bis 24 Stunden in einer KCl- oder KNO_3-Lösung von 0,60 GM plasmolysiert hat, dann findet man — nicht an jedem Material, doch in vielen Fällen — das in Abb. 1 dargestellte, charakteristische Bild.

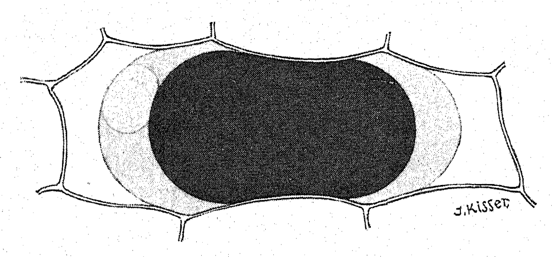


Abb. 1. Epidermiszelle von der Außenseite einer Zwiebelschuppe von *Allium cepa*, 12 Stunden lang in 0,60 GM KCl plasmolysiert.

Die Protoplaste der Epidermiszellen sind perfekt-konvex gerundet; doch ihr Aussehen ist ganz anders als bei normaler Plasmolyse, wie sie beispielsweise in Zuckerlösung bewirkt wird. Nicht der ganze Protoplast erscheint als ein roter Körper, sondern er gliedert sich in drei scharf gesonderte Teile, in einen mittleren, tief roten Vakuolenraum und zwei durchsichtig-hyaline, farblose, kappenförmige Anteile zu beiden Seiten. Die Kontur, mit der die Vakuole sich gegen die Kappenräume abgrenzt, ist im typischen Fall kugelig konvex. Ich nenne diese charakteristischen Formen Kappenplasmolyse.

Ich bin nach ausführlicher Beschäftigung mit diesen Formen zu folgender Deutung gelangt. Die Kappenräume sind durch und durch von homogenem Plasma erfüllt. Es handelt sich nicht um die Bildung von neuen Safträumen, auch nicht um irgendwelche vakuolige Degeneration, sondern die Kappen enthalten homogenes, lebendes Zytoplasma.

---

1) Die ausführliche Arbeit soll später in der Zeitschrift „Protoplasma" erscheinen.

Daß das Plasma in den Kappen lebt, wird freilich erst noch bewiesen werden müssen. Der erste Anblick könnte Zweifel darüber zulassen. Das äußere Bild ist von jenem normalen Plasmas sehr verschieden. Das Plasma in den Kappen erscheint hyalin, glasig, durchsichtig.

In seinem Inneren gewahrt man zahlreiche Mikrosomen in lebhaft zitternder, BROWNscher Bewegung. Beim normalen Plasma der Zwiebelzellen findet sich solche nicht oder nur in leiser Andeutung. Daraus geht hervor, daß die Viskosität des hyalin veränderten Kappenplasmas stark herabgesetzt ist (vgl. WEBER 1924b), denn die mittlere Amplitude der BROWNschen Bewegung ist ja ceteris paribus der Viskosität des Einbettungsmediums umgekehrt proportional.

Direkte Volumbestimmungen haben dann gezeigt, daß das Volumen des Plasmas in den Kappen gegenüber dem normalen stark vergrößert ist. Das Plasma ist in den Kalisalzlösungen mächtig aufgequollen. Diese Quellung des Zytoplasmas ist der eine wesentliche Zug.

Besondere Beachtung erheischt weiter vor allem das Verhalten der Vakuolenwandung. Diese ist bei typischer Kappenplasmolyse kugelig konvex gerundet. Sie nimmt also die Form von Minimalflächen ein. Solche Rundung zeigt die innere Plasmaoberfläche bei normaler Plasmolyse nicht. Die Kugelrundung der Vakuolenwandung, die wohl auf eine Spannungszunahme dieser intrazellularen Membran hinweist, ist für die Kappenplasmolyse kennzeichnend. Sie erscheint mir als der zweite charakteristische Zug.

Ich halte also zwei physikochemische Veränderungen am lebenden Protoplasten für wesentlich für das Auftreten der Kappenplasmolyse, 1. die Aufquellung des lebenden Plasmas, 2. die Spannungszunahme der Vakuolenwand.

Hiervon schließt sich der Befund, daß K-salzlösung starke Plasmaquellung bewirkt, mehrfachen bekannten botanischen und zoologischen Befunden an. Die Zoologen scheinen in diesem Fall vorangegangen zu sein. Ich verweise auf eine Untersuchung von SPEK an *Opalina*. Dieses Infusor bietet den großen Vorteil, daß es gegen viele verdünnte, reine Salzlösungen recht resistent ist. Kalisalze bewirkten eine enorme Quellungssteigerung des Zellleibes, die die Länge und Breite der Tiere im Extrem auf das 2fache, die Dicke auf das 7fache ansteigen ließ.

Das Prinzip der Vakuolenrundung ist neu. Und soweit ich sehe, müßte diese zweite Veränderung am Protoplasten an sich wohl aus der ersten, der Plasmaaufquellung, nicht folgen. Die

Zunahme der Spannung[1]) der Vakuolenwandung scheint mir vielmehr darauf hinzuweisen, daß diese innerste Grenzlage des Plasmas gegen den Zellsaft ihrerseits in der Salzlösung andere physikochemische Veränderungen erfahren hat als das Binnenplasma; sie reagiert durch andersartige Zustandsänderungen. Dies erscheint als ein wichtiger Schluß.

Wir wissen seit der grundlegenden Arbeit von DE VRIES (1885), daß bei rasch ausgeführter K-salzplasmolyse oft das ganze übrige Zytoplasma getötet wird, die Vakuolenwand allein am Leben bleibt. Diese größere Resistenz beweist die spezifische Natur der innersten Plasmaschicht. Wichtige Beiträge zur Kenntnis dieser Schicht hat dann KÜSTER (1926)[2]) gegeben; es gelang ihm u. a., Fäden aus Vakuolenhautsubstanz auszuziehen und innerhalb des übrigen Plasmas zu verfolgen. Unser Prinzip der Vakuolenrundung bei Kappenplasmolyse liefert nun einen weiteren Beleg für die Sondernatur der innersten Plasmaschicht.

Interessant und eigenartig ist das Verhalten der Zellkerne bei Kappenplasmolyse. Bei aufmerksamer Beobachtung gelingt es stets, die Kerne wahrzunehmen. Sie liegen in der Mehrzahl der Protoplaste als große, runde Blasen in den Kappenräumen. Ihr Aussehen ist fremdartig. Sie sind stark aufgequollen. Sie sind scharf konturiert und die Kernwandung ist, wo sie frei ans Zytoplasma grenzt, von kugelig-konvexer Gestalt[3]). Der Inhalt der Kerne ist hyalin, mitunter geradezu glasartig, meist noch durchsichtiger als das Zytoplasma. Von diesem unterscheiden sich die Kerne auch dadurch, daß sie niemals Teilchen in BROWNscher

---

1) Mit Absicht will ich vorläufig nicht von „Kapillarspannung" oder von „elastischer Spannung" der Vakuolenwandung sprechen, um nichts darüber zu präjudizieren, ob die Rundungserscheinung als ein Oberflächenphänomen an der Grenze zweier Flüssigkeiten oder als der Ausdruck elastischer Spannung eines mehr oder minder fest zu denkenden Häutchens zu deuten ist. Ich wähle darum den neutralen Ausdruck „Spannung" oder Kugelspannung, denn die Tendenz, die Form von Minimalflächen anzunehmen, ist ja den Grenzflächen nicht mischbarer Flüssigkeiten und gespannten elastischen Häutchen gemeinsam. — Manche Beobachtungen sprechen mir freilich für die Deutung, daß die Vakuolenwand in der Tat ein vom Binnenplasma stark verschiedenes, gespanntes Häutchen ist. Dafür sprechen zumal vorläufige Mikrodissektionsversuche (siehe darüber SEIFRIZ 1927), die indes zu sehr in den Anfängen stehen, um hier schon referiert zu werden.

2) Die Beziehungen meiner Beobachtungen zu den dort mitgeteilten sollen in der Hauptarbeit ausführlich behandelt werden.

3) Nachträgliche Schwellungsdeformationen solcher Kerne hat KÜSTER (1921) beschrieben und bei dieser Gelegenheit einen Fall (sekundär veränderter) Kappenplasmolyse abgebildet (S. 355, Abb. 6, *Allium*zelle in 1 GM KNO_3).

Bewegung sehen lassen. Bei starker Vergrößerung erkennt man, wie die wimmelnden Körnchen des Zytoplasmas sich bis an die Kernwand bewegen, dort anstoßen und zurückprallen.

Daß auch die Kernmembranen gespannt sind, kommt durch die konvexe Rundung gegen das Plasma klar zum Ausdruck. Die Spannung bleibt aber oft schwächer als die der Vakuolenwandung; dann wird den Kernen in schmäleren Kappen eine mehr oder minder nierenförmige Gestalt aufgezwängt. Mitunter wird aber die Spannung so stark, daß der Kern die Vakuole, wo er ihr anliegt, abflacht oder sogar ausdellt. Die Verhältnisse sind mannigfach und bieten spezielles Interesse. Wo die Kerne an der Längsseite der Protoplasten liegen, zeigt die Vakuolenwandung flacher oder tiefer konkave Ausbuchtungen.

Zusammenfassend sind die Merkmale der Kerne: 1. Starke Volumzunahme (Aufquellung), 2. glasig hyalines Aussehen, 3. konvex pralle Rundung der scharf konturierten Membranen.

* * *

Bei der systematischen Bearbeitung des Gegenstandes war es die nächste Aufgabe festzustellen, in welchen plasmolytischen Agentien Kappenplasmolyse zur Ausbildung gelangt.

Für solche Versuche müssen Zwiebeln verwendet werden, bei denen im Vorversuch im K-salz in allen Epidermiszellen ganz typische Kappenplasmolyse eintritt. Hat man solch günstiges Material[1]) gefunden, und ich habe seit 2 Jahren hunderte solcher Präparate in Händen gehabt, so reagieren meist alle von derselben Schuppe hergestellten Schnitte ähnlich. Ich studierte erst vergleichend an Nachbarschnitten die Plasmolysebilder in einem typisch wirkenden K-salz und je einem andern Plasmolytikum und, nach entsprechenden Erfahrungen, bei strenger Einheitlichkeit des Zellmaterials und der Außenbedingungen, die Plasmolysebilder in großen Reihen verschiedener Lösungen. Dabei wurde darauf gesehen, die Salze in unter sich annähernd isotonischen Konzentrationen, die gleich starken Plasmolysegrad bewirken, zu verwenden. — Das Resultat dieser Versuchsreihen war völlig klar.

Kappenplasmolyse ergeben die K-, Na-, Li-Salze. Die Salze der Erdalkalien, von Ca, Ba, Sr, bewirken solche niemals. Auch in Mg-salzen und in NH_4-salzen erscheint sie nicht.

---

1) Durchaus nicht alle Zwiebeln liefern im K-salz typische Kappenplasmolyse. Die physiologischen Voraussetzungen für den Eintritt dieser vermag ich vorläufig nicht zu überblicken. Im Herbst frisch geerntete oder im Frühling austreibende Zwiebeln sind oft besonders günstig.

Die untersuchten organischen, metallfreien Plasmolytika wirken negativ, bewirken nur normale Plasmolyse, sowohl die ganz langsam eindringenden Zucker als die rascher permeierenden Stoffe Glyzerin und Harnstoff.

Kappenplasmolyse ist also nach dem jetzigen Stand der Erfahrung eine spezifische Wirkung der Alkalisalze.

Was die Versuchsreihen aber interessant gemacht hat, war die Wahrnehmung, daß jedes einzelne der angewandten Salze seine speziellen, charakteristischen Plasmolysebilder hervorruft. Ja es ist vielleicht nicht zu viel behauptet, wenn ich sage, daß am günstigsten Zellenmaterial die Salze sich nach dem bewirkten Plasmolysebild erkennen und unterscheiden lassen.

Ausführlich untersucht habe ich einerseits Chloride mit wechselndem Kation, anderseits K-salze mit wechselndem Anion. Doch muß die Beschreibung der durch die einzelnen Salze bewirkten Plasmolysebilder der ausführlichen Darstellung vorbehalten bleiben[1]).

Vergleicht man die Wirkung der K-salze mit verschiedenem Anion, so steht, da Quellungsprozesse bei der Kappenbildung wesentlich mitspielen, zu erwarten, daß die bekannten lyotropen Jonenreihen der Kolloidchemie — die ja z. B. KAHO für die Giftwirkung der Salze auf pflanzliches Plasma weitgehend wiederfand — auch hier ihre Geltung haben werden. In groben Zügen mag dies zutreffen. Im einzelnen sind aber die Verhältnisse, die ich fand, eigenartig. Ich möchte mit der Einordnung meiner Befunde in die Regeln der lyotropen Anionenreihen noch zurückhaltend sein.

Für die Kationen ist die Reihung klar. Es wirkt:

$$Li > K > Na.$$

In Lithiumchlorid wird in hypertonischen Lösungen das Kappenvolumen am größten, die BROWNsche Bewegung am lebhaftesten. Im iso- und schwach hypotonischen Konzentrationsbereich findet man Bilder, die auf den ersten Blick Plasmolyse vortäuschen, während tatsächlich nur die roten Vakuolen verkleinert und wiederum konvex gerundet sind, der ganze Raum zwischen ihnen und der Zellwand aber nicht von Außenlösung, sondern von gequollenem Plasma erfüllt ist, das wimmelnde Mikrosomen enthält. — Bildungen, die zumindest morphologisch ähnlich sind, hat bekanntlich FITTING (1919, S. 25, 158) erstmalig beobachtet.

1) Beim Vortrag wurden an der Hand von Diapositiven die Plasmolysebilder in KCl, KNO_3, KBr, KJ, K_2SO_4, $KC_2H_3O_2$, — LiCl, NaCl, — $SrCl_2$ vorgeführt und besprochen.

Ich bezeichne auch die von mir in Li-, und minder auffällig auch in K-, Na-Salzen gefundenen Bilder mit dem von FITTING geprägten Ausdruck als „Vakuolenplasmolyse“[1]). Die Erfahrungen an solchen Zellen, die mein Interesse fesselten, werden später mitzuteilen sein.

Nicht unerwähnt darf weiterhin bleiben, daß in den Alkalisalzen, wenn sie in hypertonischer Lösung geboten werden, die typische Kappenbildung sich sehr oft mit dem von KÜSTER (1918) beschriebenen Vorgang der Vakuolenteilung nach Plasmolyse kombiniert. Dadurch komplizieren sich die Bilder. Zwiebelexemplare, die im indifferenten Plasmolytikum (Zucker) starke Neigung zur Plasmalamellenbildung aufweisen, zeigen auch in den Alkali-, zumal in den K-salzen in der Außenepidermis der Schuppen starke Vakuolenteilung. Die Kappen sind dann von abgeschnürten roten Kugeln und Kügelchen oft dicht erfüllt; bezeichnend ist dabei, daß die in das gequollene Zytoplasma eingebetteten Teilvakuolen alle prall kugelig gerundet sind.

Ganz enorme Kernquellung, eine Volumvergrößerung der Kerne von sonst nicht bekanntem Ausmaß fand ich in Kaliumjodid (0,60 GM KJ).

* * *

Ich will nun nur noch über eine Gruppe von Versuchsreihen berichten, die geeignet erscheint, einiges Licht auf das Wesen der Salzwirkungen zu werfen.

Wir kennen aus Tier- und Pflanzenphysiologie sehr viele Fälle, in denen reine Alkalisalzlösungen schädlich, ja giftig wirken, während gemischte Lösungen, die verschiedene Kationen in gewissem Verhältnis enthalten, unschädlich sind. Ich verweise auf die zusammenfassende Darstellung des Gegenstandes bei HÖBER (1926).

---

1) Damit soll nicht der Meinung Ausdruck verliehen werden, daß die Ätiologie der von FITTING beschriebenen und der von mir hier untersuchten Bildungen die gleiche ist! Das ist wahrscheinlich nicht der Fall. Denn FITTING fand die alleinige plasmolytische Verkleinerung der Vakuolen bei *Rhoeo* and anderen Objekten in Glyzerinlösungen, die der plasmolytischen Grenze naheliegen, doch war sie allein oder vorwiegend an zuvor lange gewässerten Schnitten und immer nur an einem Teil der Zellen, besonders solchen nahe am Schnittrand ausgebildet; — während meine in Alkalisalzlösungen bewirkte „Vakuolenplasmolyse“ zwar auch im plasmolytischen Grenzbereich, doch an günstigem Allium-Material gleichmäßig in allen Epidermiszellen der nicht gewässerten Schnitte erscheint. — FITTING erwähnt auch Fälle, in denen bei äußerer Plasmolyse „die Vakuolen viel stärker in Glyzerinlösungen plasmolysiert waren als das Plasma“, die also wohl morphologisch dem, was ich Kappenplasmolyse nenne, entsprachen.

Der Gedanke lag nahe, in der „Kappenplasmolyse“ den Ausdruck einer solchen Wirkung der reinen, nicht äquilibrierten Jonenlösungen zu vermuten.

Schon die ersten Versuchsreihen vom Frühjahr 1926 haben diese Erwartung in überraschend klarer Weise bestätigt.

Gleiche *Allium*-Präparate wurden in reiner K-Salzlösung (z. B. 0,60 GM KCl), reiner, damit isotonischer Ca-Salzlösung vom gleichen Anion (z. B. 0,39 GM $CaCl_2$) und in Serien gemischter Lösung behandelt. Das reine K-Salz gab typische Kappenplasmolyse, das reine Ca-Salz natürlich nicht. In der Mischung aus gleichen Volumteilen blieb die Kappenbildung ganz aus, — ja selbst noch in Lösungen, die 9 Teile K-Salz und 1 Teil Ca-Salz enthielten, war von Kappenplasmolyse nichts zu gewahren. Der Versuch wurde seither oft wiederholt, ausnahmslos mit dem gleichen Erfolg.

Wir haben da einen schönen Fall von Ionen-Antagonismus vor uns. Die reine Alkalisalzlösung bewirkt Kappenplasmolyse, die Mischlösung normale Plasmolyse.

Der Nachweis einer solchen direkt sichtbaren Wirkung der nicht äquilibrierten Salzlösungen am lebenden Protoplasten selbst dürfte in gleich anschaulicher Weise sonst noch kaum erbracht sein.

In weiteren Versuchsreihen wurde die Menge der Erdalkalisalzlösung bestimmt, deren Zusatz zur K-salzlösung zur Verhinderung der Kappenbildung ausreicht. Meine Versuche beziehen sich auf Chloride und Nitrate. Die Grenze lag für Ca etwa bei $^1/_{25}$—$^1/_{50}$ Volumzusatz[1]). $SrCl_2$, der KCl-Lösung beigesetzt, wirkte in ganz ähnlichem Maße „entgiftend“, $BaCl_2$ desgleichen, anscheinend sogar noch etwas stärker (die Grenze schien da bei $^1/_{100}$ zu liegen).

$MgCl_2$, das selbst Kappenplasmolyse nicht hervorzurufen vermag, äquilibriert die KCl-Lösung beim Zusatz ähnlich kleiner Dosen nicht, sondern auch noch in einer Mischung von z. B. 2 Teilen KCl + 1 Teil $MgCl_2$-Lösung kommt Kappenplasmolyse zustande, ein Befund, der sich an manche bekannte, bei HÖBER berichtete Tatsachen aus dem Kapitel Ionenantagonismus gut anschließt.

Vor allem interessant waren mir in diesem Zusammenhang aber noch Versuche der folgenden Art. In *Allium*-Präparaten, die nach 1—2 tägigem Aufenthalt in reiner KCl-Lösung typische Kappenplasmolyse aufwiesen, wurden in einer Anzahl sicher wiederzu-

---

1) Doch haben auch kleinere, die Kappenbildung zulassende Ca-Mengen noch wahrnehmbaren Einfluß auf das Protoplastenbild!

findenden Zellen die Protoplaste genau beobachtet und plasmometrisch gemessen. Sodann wurde das Präparat in mit der KCl-Lösung isotonische $CaCl_2$-Lösung überführt. Hier änderte sich zunächst nicht viel. — Doch nach gewisser Zeit ging, während der Plasmolysegrad etwa der gleiche blieb, die Kappenbildung reversibel wieder zurück. Nach einem Tag sah ein Teil, nach zwei Tagen sahen fast alle Protoplaste wieder normal aus. Das Plasma war nicht mehr durchsichtig-hyalin, sondern von normal opakem Aussehen, die scharfen Kappenkonturen waren verschwunden und, was am wichtigsten ist, im Inneren der Protoplasten hatten noch aktive Plasmaverlagerungen stattgefunden. Natürlich sind solche Versuche nur dann von Wert, wenn man mit Sicherheit an den aufeinanderfolgenden Tagen dieselben Zellindividuen beobachtet hat.

Die kolloid-physikalischen Veränderungen, die die Kappenplasmolyse kennzeichnen, können also durch nachträgliche Calzium-Einwirkung wieder reversibel zum Rückgang gebracht werden. Allem Anschein nach kann das Plasma nachher selbst wieder aktiv strömen. Erst dadurch wird der Beweis erbracht, daß das aufgequollene, so stark veränderte Plasma in den Kappen wirklich noch lebt.

Die Kappenbildung stellt eine der auffälligsten sichtbaren Veränderungen an lebenden Protoplasten dar, die wir heute kennen. Darum verdienen die beschriebenen Plasmolysebilder die volle Aufmerksamkeit des Zellphysiologen, der nicht Absterbeformen, sondern das lebende Plasma und den möglichen Spielraum seiner Zustandsänderung zu studieren sich bemüht.

Literatur.

CHOLODNY, 1924, Biochem. Zeitschr., 147.
FITTING, 1919, Jahrb. f. wiss. Bot., 59.
HANSTEEN-CRANNER, 1919, Ber. d. D. Bot. Ges., 37.
—, 1922, Meldinger fra Norges Landsbrukshøiskole, 2.
HECHT, 1912, Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, 11.
HÖBER, 1926, Physikal. Chemie d. Zelle u. d. Gewebe, VI. Aufl.
KAHO, 1924, Univ. Dorpatensis Inst. Botan. Opera, 18.
KÜSTER, 1918, Ber. d. D. Bot. Ges., 36.
—, 1921, Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, 38.
—, 1926, Protoplasma, 1.
PRÁT, 1922, Biochem. Zeitschr., 128.
—, 1926, Kolloid-Zeitschr., 40.
SEIFRIZ, 1927, Protoplasma, 3.
SPEK, 1923, Archiv f. Protistenkunde, 46.
DE VRIES, 1885, Jahrb. f. wiss. Bot., 16.

WEBER, 1921, Oesterr. botan. Zeitschr., 70.
—, 1924a, Ebenda, 73.
—, 1924b, ABDERHALDENS Handb. biol. Arbeitsmeth., XI, 2.
—, 1925a, Jahrb. f. wiss. Bot., 64.
—, 1925b, Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, 42.
WEIS, 1925, Arch. f. wiss. Bot. (Planta), 1.

(6.) J. C. Schoute und L. Algera: Über den morphologischen Wert der Schuppen der Lepidocaryinenfrucht.

(Mit 14 Abbildungen im Text.)

§ 1. Einleitung.

Zu den zahlreichen morphologischen Merkwürdigkeiten der Palmen gehört auch die Lorica, der Schuppenpanzer der Unterfamilie der Lepidocaryinae. VON MARTIUS schrieb vor mehr als einem Jahrhundert von dieser Bildung: „Talis squamacea testa, lepidocaryinis propria, sui omnino generis, nullique quod sciam, in regno vegetabili formae aequiparanda.“ (1, I, S. 148.)

Auch jetzt ist eine morphologische Untersuchung noch durchaus angebracht, da seit den Zeiten der Historia naturalis Palmarum kaum eine nähere Betrachtung derselben stattgefunden hat. Man findet die Schuppen dieser Früchte in den meisten Werken als Emergenzen angesehen; so wurden sie von VON MOHL gedeutet (l. c.), von EICHLER (3, I, S. 49) und von DRUDE (4, Sp. 613). Dafür läßt sich auch beibringen, daß diese Schuppen sich auf der Außenseite des aus drei Fruchtblättern gebildeten Ovariums entwickeln, daß sie keine Gefäßbündel führen und der Spaltöffnungen entbehren. (1, I, S. 149.)

Dennoch unterscheiden sie sich auffällig von den gewöhnlichen Emergenzen durch ihre sehr regelmäßige Anordnung, die von derjenigen der Schuppen an den Tannenzapfen nicht übertroffen wird. Ein solches Verhalten ist bei Emergenzen jedenfalls sehr selten; wir finden es nur in einigen Fällen beschrieben, wo entweder die morphologische Natur der fraglichen Bildungen nicht ganz sicher gestellt ist, oder wo die Anordnung selber nur einen geringeren Grad von Regelmäßigkeit zeigt[1]).

---

1) Für nähere Angaben vergleiche man W. HOFMEISTER, Allgemeine Morphologie der Gewächse, Leipzig 1868, S. 544; VELENOVSKÝ, Vergleichende

Den am besten bekannten Fall regelmäßig gestellter Emergenzen stellen jedoch zweifelsohne unsere Schuppen dar, die mit ihren Orthostichen und Parastichen die Frucht ringsum bekleiden, und es ist somit nicht überraschend, daß hier auch die Meinung geäußert worden ist, die Schuppen seien keine Emergenzen sondern Blätter. VON MARTIUS schreibt in dem erwähnten Werke: „Loricae vis morphologica, utrum squamae, quibus componitur, pro veris foliis, an pro indumenti genere habendae sint, difficilius definitu. Epidermidis, stomatum, vasorum fasciculorum defectu a veris foliis abunde differunt, sed taxi mirifice regulari a pilis squamisve aliarum plantarum recedunt ..... Quarum opinionum utri assentiendum sit, in medio relinquo".

Er bemerkt, daß, wenn die Schuppen wirklich Blätter sein sollten, der Blütenboden in einer bisher ungekannten Weise innerhalb der Staubblätter eine Becherform erhalten haben und mit den Fruchtblättern verwachsen sein müßte. Er gibt weiter drei Argumente, welche diese Auffassung begünstigen, Argumente, deren Wert wir heute jedoch nicht hoch einschätzen dürften. Das erste ist, daß bei *Metroxylon Rumphii* und anderen Palmen die Dissepimenta unvollständig sind, so daß ein zentraler Stengelteil in dem Fruchtknoten nicht vorhanden ist. Zweitens ist der Zusammenhang zwischen dem dünnen beschuppten äußeren Teil der Fruchtwand und dem viel dickeren inneren Teil nicht sehr innig; drittens sind in der Fruchtwandung die Gefäßbündel gleichmäßig verteilt, nicht in die Hauptrippen zusammengedrängt.

ALEXANDER BRAUN, dem VON MARTIUS viele Beobachtungen verdankte, hat sich zweimal über diese Schuppen geäußert. Das erstemal schrieb er an VON MARTIUS (1, I, S. 149), daß er die Schuppen für eine sekundäre Blattbildung auf der Oberfläche der Fruchtblätter hielt. Das fände also ohne den von VON MARTIUS postulierten Achsenbecher statt, und eigentlich ist es für einen orthodoxen Morphologen wie ALEXANDER BRAUN eine recht merkwürdige Auffassung: Blätter, die anderen Blättern entspringen. Genau betrachtet sind wir damit den Emergenzen wieder etwas näher gekommen.

Viel später hat er sich nochmals über diese Schuppen geäußert (2, S. 51); er spricht nun aber bloß von oberflächlichen

---

Morphologie der Pflanzen, Prag 1905—1913, S. 718, 730; wenn man die Samenknospen zu den Emergenzen rechnen will, sei auch noch hingewiesen auf S. SCHWENDENER, Mechanische Theorie der Blattstellungen, Leipzig 1898, S. 47 u. 54; A. BRAUN, 2, S. 45, zumal die Fußnote auf S. 50; VELENOVSKÝ l. c., S. 980.

Gebilden, die anderen Blattgebilden entspringen, welche letztere in ihrer Verbindung die Rolle einer Achse übernehmen. Dabei steht die Anordnung der oberflächlichen Gebilde in keiner Beziehung zu den konstituierenden Teilen, was abermals sehr merkwürdig ist.

Spätere Literatur über diesen Gegenstand ist uns kaum bekannt geworden. Nur hat DRUDE (4), der wie bemerkt die Schuppen als Emergenzen betrachtet, nochmals festgestellt, daß sie nicht im Geringsten nach den Fruchtblättern orientiert sind.

Auf Grund dieser Literaturangaben wandte sich der ältere Autor an Herrn DOCTERS VAN LEEUWEN in Buitenzorg mit der Bitte, Material von Lepidocaryinenfrüchten in verschiedenen Entwicklungsstadien zu senden. Mit gewohnter Liberalität hat dieser die Bitte erfüllt, so daß nach einiger Zeit ein reiches in Alkohol konserviertes Material für die Untersuchung zur Verfügung stand. Gern bringen wir ihm an dieser Stelle unseren herzlichsten Dank.

Das Material enthielt erwachsene Früchte der folgenden Arten: *Calamus heteroideus* Bl. var., *C. unifarius* Wendl; *Coelococcus Warburgii; Daemonorops fissus* Bl. var. *minor*, *D. longispathus* Becc., *D. oblongus* Mart; *D. palembanicus* Bl.; *Raphia pedunculata* Beauv., *R. vinifera* Beauv. Weiter Blüten mit jungen Stempeln von *Calamus tenuis* Roxb. und *Daemonorops intermedius* Mart.

Zur Untersuchung wurden später auch trockne Früchte herangezogen, die sich in der Sammlung des hiesigen Botanischen Museums vorfanden. Die meisten gehörten zu alten Sendungen aus Buitenzorg. Es waren: *Calamus angustifolius*, *C. asperrimus*, *C. cinnamomeus*, *C. Oxleyanus*, *C. spectabilis*, *Daemonorops fissus*, *D. intermedius*, *D. melanochaetes* var. *microcarpus*, *D. paniculatus*, *D. periacanthus* Miq.

Die Beschreibung unserer Beobachtungen werden wir in folgende drei Paragraphen gliedern: § 2 über die Eigenschaften der phyllotaktischen Systeme, § 3 über die Stellung der Orthostichen in bezug auf die Fruchtblätter und § 4 über die Entwicklungsgeschichte der Lorica, während § 5 theoretische Beobachtungen über die zu erwartenden Stellungsverhältnisse und § 6 die allgemeine Betrachtung und die Zusammenfassung bringen wird.

§ 2. Über die Eigenschaften der phyllotaktischen Systeme.

Es wurde in der Einleitung schon hervorgehoben, daß die Lorica den Schuppen der Tannenzapfen in bezug auf Regelmäßigkeit nicht nachsteht; in dieser Beziehung ist also kein Unterschied zwischen Schuppen und echten Blättern zu entdecken. In anderer

Hinsicht gibt es jedoch einige merkwürdige Unterschiede zwischen den Stellungen unserer Schuppen und denen der meisten Blätter.

Zunächst bemerken wir, daß in der Lorica sich immer ohne Ausnahme deutliche Orthostichen vorfinden. Aus den Beschreibungen von VON MARTIUS geht das deutlich hervor, und auch bei unseren Untersuchungen war das ausnahmslos der Fall. Bekanntlich ist das Vorkommen von deutlichen Orthostichen bei den Blättern weniger allgemein; nur bei Sigillarien, Kakteen und in einigen weiteren Fällen sind sie meistens deutlich.

Wichtiger ist, daß die Stellungssysteme selbst nicht die gleichen sind. Bei der übergroßen Mehrzahl der Blattstellungen zeigen die Parastichen die Zahlen der Hauptreihe; diese Stellungen der Hauptreihe sind bei den Palmenfrüchten bis jetzt noch nicht ein einziges Mal beobachtet worden.

Es hat sich nun herausgestellt, daß ein weiteres Studium der beobachteten Stellungssysteme einige merkwürdige Verhältnisse zu Tage brachte, die für die Erkennung der Entstehungsweise der Lorica von Bedeutung sind. Es ist deshalb angebracht, das Tatsachenmaterial hier kurz wiederzugeben.

a) Material von ALEXANDER BRAUN (1, I, S. 149[1]).
Calamus concinnus 9+9 (4)
C. fasciculatus 8+9 (2) 8+10 (1)
C. melanacanthus 8+8 (1) 8+9 (3) 9+9 (8) 9+10 (1)
Daemonorops calicarpus 7+8 (1) 8+8 (1) 8+9 (2) 9+9 (5)
D. geniculatus 7+8 (6) 8+8 (9)
D. Hystrix 6+6 (12) 6+7 (2) 5+9 (1)
D. Jenkinsianus 7+8 (4) 7+9 (8) 8+9 (51) 8+10 (34) 9+10 (3)
Lepidocaryum tenue 8+9 (1) 9+9 (10) 8+10 (5) 7+11 (1) 9+10 (9) 10+10 (6) 10+11 (5)
Raphia Ruffia 5+6 (1) 6+6 (23) 5+7 (6) 6+7 (8) 7+7 (3) 6+8 (1) 7+8 (1)
R. taedigera 4+4 (1) 4+5 (94) 5+5 (5)
R. vinifera 4+4 (1) 4+5 (12) 4+6 (1)

b) Eigene Beobachtungen an Alkoholmaterial.
Calamus heteroideus 7+8 (2) 7+9 (1) 8+9 (27) 7+10 (1) 9+9 (11) 8+10 (5).

---

1) Die Stellungen werden dort in etwas anderer Weise bezeichnet, nämlich als 5, 7, 12 statt wie oben 5+7. Von sehr vielen Stellungen werden keine Frequenzen mitgeteilt; diese sind in obiger Zusammenstellung fortgelassen worden.

C. unifarius 9+9 (1) 8+10 (2) 9+10 (11) 8+11 (1) 10+10 (12) 9+11 (14) 8+12 (1) 10+11 (13) 9+12 (1)
Coelococcus Warburgii 10+11 (4) 11+11 (1)
Daemonorops fissus 7+7 (3) 7+8 (21) 6+9 (1)
D. longispathus 7+8 (39) 6+9 (1)
D. oblongus 7+7 (3) 6+8 (2) 7+8 (16) 6+9 (1)
D. palembanicus 9+9 (13) 8+10 (8) 9+10 (6) 8+11 (1) 10+10 (1) 10+11 (1)
Raphia pedunculata 6+6 (11) 5+7 (4)
R. vinifera 6+6 (7) 5+7 (4) 6+7 (3) 7+7 (1)

c) An trocknem Material.

Calamus angustifolius 9+9 (9) 8+10 (1) 9+10 (1)
C. asperrimus 8+9 (2) 9+9 (5) 8+10 (3)
C. cinnamomeus 7+8 (10)
C Oxlyanus 5+5 (2) 5+6 (23) 6+6 (78) 5+7 (36) 6+7 (1)
C. spectabilis 7+8 (2) 8+8 (4) 8+9 (1) 9+9 (2) 8+10 (1)
Daemonorops fissus 7+8 (14) 8+8 (22) 7+9 (13) 8+9 (30) 9+9 (4) 8+10 (2)
D. intermedius 8+8 (1) 8+9 (5) 9+9 (3) 8+10 (1)
D. melanochaetes 8+8 (8) 7+9 (2) 8+9 (19) 9+9 (8) 8+10 (2)
D. paniculatus 8+9 (5) 9+9 (20) 8+10 (18)
D. periacanthus 8+8 (3) 7+9 (1) 8+9 (38) 7+10 (2) 9+9 (72) 8+10 (53) 7+11 (2)

Bei vielen Früchten ist die Stellung nicht über die ganze Länge dieselbe; VON MARTIUS hat dieses schon vorzüglich beschrieben und abgebildet[1]). In solchen Fällen haben wir nur den oberen Teil der Frucht abgezählt und das Exemplar so in unsere Liste eingetragen. Wir kommen später darauf zurück, weshalb gerade der obere Teil gewählt wurde, und werden auch die Übergänge selber noch weiter betrachten.

Fassen wir zunächst die Stellungssysteme aller Arten zusammen, so erhalten wir nachfolgende Tabelle.

Aus dieser Zusammenstellung geht deutlich hervor, daß bei den Früchten eine ausgesprochene Tendenz zu gleichen Parastichenzahlen, zur Wirtelbildung also, vorhanden sein muß. Bei gegebener Orthostichenzahl ist immer diejenige Frequenz am größten, bei der die Parastichenzahlen gleich sind (bei gerader

1) l. c. S. 149 und Tafel Z 27.

Zahl der		Beobachtete Frequenzen				Zahl der		Beobachtete Frequenzen			
Orth.	Parast.	a	b	c	Tot.	Orth.	Parast.	a	b	c	Tot.
8	4+4	2	—	—	2	16	7+ 9	8	1	16	25
9	4+5	106	—	—	106	17	8+ 9	59	27	100	186
10	5+5	5	—	2	7	17	7+10	—	1	2	3
10	4+6	1	—	—	1	18	9+ 9	27	25	123	175
11	5+6	1	—	23	24	18	8+10	40	15	81	136
12	6+6	35	18	78	131	18	7+11	1	—	2	3
12	5+7	6	8	36	50	19	9+10	13	17	1	31
13	6+7	10	3	1	14	19	8+11	—	2	—	2
14	7+7	7	7	—	14	20	10+10	6	13	—	19
14	6+8	1	2	—	3	20	9+11	—	14	—	14
14	5+9	2	—	—	2	20	8+12	—	1	—	1
15	7+8	95	78	26	199	21	10+11	5	18	—	23
15	6+9	2	3	—	5	21	9+12	—	1	—	1
16	8+8	11	—	38	49	22	11+11	—	1	—	1

Orthostichenzahl) oder nur um eins verschieden (bei ungerader Orthostichenzahl). Noch schärfer geht das hervor in folgender Fassung.

Früchte mit gerader Orthostichenzahl.

Systeme	Frequenzen				Id. in Prozenten			
	a	b	c	Tot.	a	b	c	Tot.
n+n	93	64	241	398	61	61	64	63
n+(n+2)	56	40	133	229	37	38	35	36
n+(n+4)	3	1	2	6	2	1	1	1

Früchte mit ungerader Orthostichenzahl.

Systeme	Frequenzen				Id. in Prozenten			
	a	b	c	Tot.	a	b	c	Tot.
n+(n+1)	289	143	151	583	99	95	99	98
n+(n+3)	2	7	2	11	1	5	1	2

Wir sehen hier sogar, daß die Frequenz der Früchte mit gewissen Differenzen der Parastichenzahlen eine mehr oder weniger regelmäßig verteilte ist. Eine jede Erklärung der Entstehung

dieser Stellungssysteme wird dem Rechnung zu tragen haben; wir kommen weiter im 5. Paragraphen darauf zurück.

Eine andere Eigentümlichkeit, die in der Tabelle der S. 87 auffällt, ist, daß gewisse Systeme vor anderen bevorzugt sind. Es ist anfangs nicht ganz klar, weshalb z. B. 6+6 so oft vorkommt, während 5+5 und 7+7 selten sind; oder weshalb 7+8 viermal so oft vorkommt als 8+8, u. s. w.

Ein genaueres Betrachten lehrt aber bald, daß die scheinbar willkürliche Verteilung beherrscht wird von dem Prinzip, daß diejenigen Systeme, deren Orthostichenzahl ein Vielfaches von drei darstellt, eine bedeutend höhere Frequenz aufweisen als die anderen. Wir geben dafür nachfolgende Zusammenstellung der beobachteten Frequenzen der Orthostichenzahlen.

Orth.	a	b	c	Tot.	Orth.	a	b	c	Tot.
8	2	—	—	2	17	59	28	102	189
9	106	—	—	106	18	68	40	206	314
10	6	—	2	8	19	13	19	1	33
11	1	—	23	24	20	6	28	—	34
12	41	26	114	181	21	5	19	—	24
13	10	3	1	14	22	—	1	—	1
14	10	9	—	19	3m—1	78	65	125	268
15	97	81	26	204	3m	317	166	346	829
16	19	1	54	74	3m+1	48	24	58	130

Die Bevorzugung der Stellungssysteme mit 3 m Orthostichen tritt hier sehr stark hervor; die Gipfelzahlen der Kurven fallen, mit einer geringen Ausnahme bei den Früchten mit 20 und 21 Orthostichen, alle auf die Systeme 3m.

Für diese Tatsachen gibt es unseres Erachtens nur eine einzige Erklärungsmöglichkeit, nämlich die, daß die drei Fruchtblätter bei der Ausbildung ihrer Orthostichen jedes für sich vorgehen, und daß in den meisten Früchten die drei Blätter gleiche Zahlen von Orthostichen hervorbringen. Dieses Ergebnis steht zu den Befunden DRUDEs im direkten Widerspruch; im 3. Paragraphen werden wir diesen Widerspruch zu lösen versuchen.

Auffallend ist weiter, daß die Zahl der Früchte mit 3m—1 noch etwa doppelt so groß ist wie die mit 3m+1: in allen drei Gruppen der untersuchten Früchte trat dies gleichmäßig hervor. Wenn diese Beobachtung sich bestätigen sollte, würde es besagen, daß, wenn die drei Fruchtblätter ungleich breit oder ungleich stark sind, öfters ein einziges etwas kleiner ist als die beiden anderen.

Daß man aber, wie stets mit Schlußfolgerungen nicht zu voreilig sein soll, geht besonders deutlich aus dem folgenden hervor. Weil es nicht unmöglich war, daß das einzelne Fruchtblatt entweder eine gerade Zahl von Orthostichen leichter hervorbringen konnte als eine ungerade oder umgekehrt, so stellten wir auch die diesbezüglichen Zahlen zusammen.

Dabei zeigte das Material von BRAUN ein starkes Überwiegen der ungeraden Zahlen: 291 Früchte mit ungerader Zahl gegen nur 152 mit gerader Zahl; etwas ähnliches, nur weniger deutlich gab das Alkoholmaterial mit 150 gegen 105. Man könnte noch dagegen vorbringen, daß die Früchte mit 9, 15 oder 21 Orthostichen, wo jedes Fruchtblatt 3, 5 oder 7 Längsreihen ausgebildet hatte, vielleicht nicht dieselben Verhältnisse zeigen würden wie solche mit 11, 13, 17 oder 19, wo die Fruchtblätter 3, 4, 4 oder 4, 4, 5 oder 5, 6, 6 oder 6, 6, 7 Orthostichen führten, und mutatis mutandis ebenso bei den geradzähligen Früchten. Das Übergewicht der ungeraden Gesamtzahlen war aber in dem BRAUNschen Material in beiden Gruppen etwa gleich stark:

Orthostichenzahl	3m		3m ± 1	
	ungerade	gerade	ungerade	gerade
Frequenz	208	109	83	43

Etwas ähnliches, aber nicht so stark, zeigten wie gesagt auch die Früchte aus Buitenzorg, das Material b:

Orthostichenzahl	3m		3m ± 1	
	ungerade	gerade	ungerade	gerade
Frequenz	100	66	50	39

Wir meinten somit schon, hier eine neue merkwürdige Tatsache, für welche eine Erklärung zu suchen sei, aufgefunden zu haben; das trockne Material c gab aber unerwarteterweise ganz andere Verhältnisse:

Orthostichenzahl	3m		3m + 1	
	ungerade	gerade	ungerade	gerade
Frequenz	26	320	127	56

Hier ist ein noch viel größeres Übergewicht der 12- und 18-zeiligen Früchte festzustellen, welche etwa zwölfmal so stark vertreten sind wie die 15-zeiligen.

Das gesamte obige Ergebnis wird somit hinfällig; es war nur dadurch vorgetäuscht, daß bei der einzelnen Art die Variabilität nicht sehr groß ist; manchmal wird auch wohl das gesamte Material der Art von einem einzigen Blütenstand geliefert worden sein. Und weil bei den meisten Arten die Zahl der Orthostichen um eine bestimmte Zahl 3m herumspielte, entweder um 9, 12, 15 oder um 18, so gibt die Untersuchung der Früchte einer und derselben Art ein sehr starkes Überwiegen einer einzigen geraden oder ungeraden Zahl 3m. Zählen wir alle Frequenzen zusammen, so erhalten wir: 594 ungeradzählige gegen 633 geradzählige Früchte; von einem Vorherrschen einer der beiden Kategorien kann also wohl nicht die Rede sein.

§ 3. Die Stellung der Orthostichen in bezug auf die Fruchtblätter.

Es wurde oben schon erwähnt, daß DRUDE gefunden hatte, daß die Orthostichen der Lorica nicht im geringsten nach den Fruchtblättern orientiert seien. Da wir, wie erwähnt, fanden, daß die Zahl der Orthostichen in der großen Mehrzahl der Früchte ein Vielfaches von drei ist, wurde eine erneute Untersuchung notwendig.

Zu allererst wurden einige junge Fruchtknoten von *Daemonorops intermedius* auf Querschnitten untersucht. Weil die Lage der drei Septen in diesen Querschnitten zugleich mit den Schuppen der Oberfläche deutlich zu erkennen war, konnte die Korrespondenz ohne weiteres geprüft werden.

In den Septen war keine Andeutung des Zusammenwachsens aus den beiden Fruchtblatträndern zu erkennen; es unterliegt jedoch keinem Zweifel, daß die Grenzlinie der Fruchtblätter mitten durch die Scheidewand verläuft. Auch an der Oberfläche der Frucht war eine solche Grenze nicht zu beobachten; der Einfachheit halber werden wir aber die oberflächliche Linie vor der Scheidewand die äußere Sutur nennen.

Bei allen zehn untersuchten Fruchtknoten war es nun deutlich, daß die drei äußeren Suturen alle genau zwischen zwei Orthostichen lagen, daß somit alle Orthostichen einem bestimmten Fruchtblatt angehörten. Neun der Früchte hatten 15 Orthostichen, je fünf auf den drei Fruchtblättern. Eines hatte 16, und hier war es deutlich, daß zwei Fruchtblätter je fünf, das dritte sechs Orthostichen ausgebildet hatte.

Die zweite Art, die für die Untersuchung herangezogen wurde, war *Calamus tenuis*. Hier wurden keine Querschnitte angefertigt, sondern hier genügte die sorgfältige äußere Beobachtung der Übergangszone von Griffeln und Fruchtknoten. Wenn der Stempel nicht zu alt ist und die Lorica noch in der Ausbildung begriffen, so sind die höchstgestellten Schuppen in ihrer Lage zu den drei Griffeln zu untersuchen. Die Griffel sind bis unten durch drei

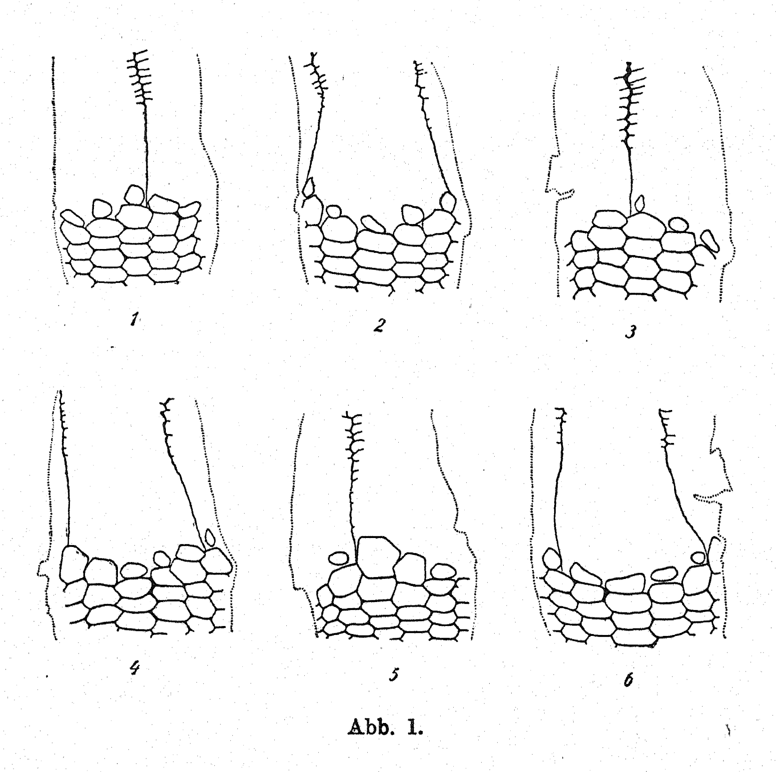


Abb. 1.

deutliche Rinnen getrennt, welche sich bis an die Lorica oder sogar zwischen die höchsten Schuppen erstrecken. Bei 13 Fruchtknoten der genannten Art konnte nun nachgewiesen werden, daß immer jede der drei Rinnen zwischen zwei Orthostichen verlief. Für die Beobachtung wurde der ganz kleine Fruchtknoten auf ein Glasröhrchen gesetzt, so daß er unter dem Präparierstativ in jeder Lage betrachtet werden konnte. Eines dieser Objekte, von sechs Seiten betrachtet, ist in Abb. 1 wiedergegeben worden.

Drittens wurden reife Früchte des Alkoholmaterials von allen vier *Daemonorops*-Arten in folgender Weise untersucht. Die Fruchtwand wurde in halber Höhe der Frucht quer durchschnitten, die

obere Hälfte abgenommen und der einzige entwickelte Same entfernt. Die Betrachtung der Innenseite der unteren Hälfte zeigte immer die Überreste der ehemaligen Septen als der Fruchtwand aufgelagerte Lamellen. An der Stelle, wo eine solche Lamelle saß, wurde nun eine Nadel durch das Perikarp gestochen: wo diese nach außen hindurchkam, mußte die äußere Sutur liegen. Bei fast allen Früchten der vier Arten trugen die drei Fruchtblätter wieder genau oder nahezu gleich viel Orthostichen.

Anders war es jedoch bei den an vierter Stelle untersuchten reifen *Calamus*-Früchten. Hier wurden bei der Mehrzahl der Früchte entweder eine oder zwei der Suturen von einer Orthostiche mehr oder weniger bedeckt: es werden diese Verhältnisse gewesen sein, die DRUDE zu dem Ergebnis brachten, daß zwischen Orthostichen und Suturen keine Beziehung der Lage vorhanden war.

Weil nach dem Vorhergehenden aber eine solche Beziehung dennoch zu erwarten war, so wurde die Sache noch etwas eingehender untersucht, und zwar bei *Calamus heteroideus*, wo die Lage der Septenreste sehr genau festzustellen ist. Von 13 Früchten zeigten sechs 18, sieben 17 Orthostichen. Bei den ersteren lagen ausnahmslos die drei Suturen immer genau zwischen zwei Orthostichen. Von den sieben Früchten mit 17 Orthostichen war dieses nur bei einer einzigen Frucht der Fall, bei den sechs anderen wurden eine oder zwei Suturen mehr oder weniger von einer Längsreihe bedeckt.

Die Erklärung wird folgende sein: Bei den Früchten mit 17 Orthostichen hatten zwei Fruchtblätter je sechs, eine nur fünf ausgebildet. Nach der Befruchtung wächst der kleine Fruchtknoten zu der großen Frucht heran; alle Schuppenreihen beteiligen sich daran in gleichem Maße. Sie teilen sich dabei in den verfügbaren Raum etwa gleichmäßig; dadurch werden in der ziemlich dicken Fruchtwand kleine Verzerrungen auftreten müssen, wodurch äußere Sutur und Septenrest nicht mehr genau korrespondieren. Bei den Früchten mit 18 Orthostichen ist dieses nicht der Fall, hier bleibt die Übereinstimmung erhalten.

§ 4. Die Entstehungsfolge der Schuppen der Lorica.

Schon VON MARTIUS beschreibt die basipetale Entwicklungsfolge der Schuppen der Lorica; auch DRUDE hat diese beobachtet: an den jungen Stempeln unseres Materials war dieses auch sehr gut zu erkennen.

Bei den Fruchtknoten von *Daemonorops intermedius* war unten eine Zone, wo noch keine Schuppen zu erkennen waren. Ein

wenig höher fanden sich kleine ovale, in tangentialer Richtung gedehnte Höcker, welche sich von dem in Alkohol braun gefärbten Fruchtblattgewebe scharf abhoben. Etwas höher waren die Höcker schon mehr ausgewachsen und richteten ihre Spitzen nach unten. Im obersten Teil des Fruchtknotens verdeckten die Schuppen das Fruchtblattgewebe gänzlich, indem sie sich dachziegelig übereinander gelegt hatten. Es war schwierig, die kleinen Schuppen dort individuell zu unterscheiden.

Die obere Grenze der Bekleidung lag unzweifelhaft noch auf den drei Griffeln, auf deren Basis; für die Annahme eines becherförmigen Stengelteiles um den Fruchtknoten herum, wie VON MARTIUS das wollte, ist dies nicht sehr günstig.

Mehr geeignet für die Untersuchung war das noch jüngere Material von *Calamus tenuis.* Hier waren die höchst gestellten Schuppen noch leicht individuell zu unterscheiden.

Zunächst konnte hier beobachtet werden, daß die obere Grenzlinie des jungen Systems nicht horizontal verlief, sondern drei Bogenlinien bildete. Bei den Suturen war jedesmal ein höchster Punkt, in den Medianen der Fruchtblätter ein niedrigster (Abb. 1). Auch die untere Grenze der sich entwickelnden Lorica ist nicht ganz horizontal. Der Unterschied ist hier nicht so leicht zu ermitteln, indem es nicht immer zu erkennen ist, wo schon ein Primordium vorhanden ist und wo noch nicht. Bei den Fruchtknoten von *Calamus tenuis* fanden wir, daß die mittlere von den fünf Orthostichen meistens etwas höher aufhörte als die Randorthostichen; nennen wir das Intervall zweier Schuppen einer einzigen Orthostiche I, so war im Durchschnitt von 12 Bestimmungen, je an einem Fruchtblatt gemacht, der Höhenunterschied $^1/_2$ I.

Aus diesen Tatsachen sind wir zu folgender theoretischen Auffassung der Entstehungsfolge der Schuppen gekommen. Die Bildung fängt wohl auf jedem Fruchtblatt gesondert an, und zwar an den beiden Rändern, neben den Suturen und zunächst ganz oben am Fruchtknoten, bei der Grenze der Griffelteile.

Von da aus reihen sich nach unten und nach der Medianen hin immer neue Schuppenprimordien an, und dabei wird die Lage jeder neuen Schuppe von der Lage der schon vorhandenen und von den Grenzen der vorhandenen Oberfläche bedingt. Der Anschluß der neuen Schuppen an die vorhandenen findet dabei in einer Weise statt, die mit der Anreihung neuer Blätter an vorhandene große Analogie zeigt.

Bei der weiteren basipetalen und mesopetalen Ausbreitung findet alsbald ein Zusammenschließen in der Mitte statt, wobei die

Schuppen ebenfalls, so gut es geht, in Alternanz treten. Bei der weiteren basipetalen Ausbreitung gehen die Ränder immer noch mehr oder weniger vor den mittleren Reihen voran.

Wir werden uns nun bemühen darzutun, daß diese theoretische Auffassung die Tatsachen in ungezwungener Weise zu erklären imstande ist.

Zunächst sei darauf hingewiesen, daß die obersten Randschuppen mit denjenigen des benachbarten Teiles des angrenzenden Fruchtblattes nicht immer alternieren. In Abb. 1,5 ist dieses deutlich zu erkennen. Augenscheinlich ist die Bildung an beiden Seiten der Sutur anfangs unabhängig; bald aber treten auch ungeachtet des Vorhandenseins der Sutur die Schuppen in Wechselwirkung bei der Ortsbestimmung der weiteren Schuppen.

Überzeugender ist noch folgendes: Es wurde oben schon erwähnt, daß manche Früchte Systemänderungen zeigten, Übergänge von einem System in ein anderes. Wenn unsere theoretische Auffassung richtig ist, so ist zu erwarten, das die meisten Übergänge sich in der Mittellinie des Fruchtblattes vorfinden werden. Denn dort, wo die beiden Systemhälften zusammenstoßen und sich vereinigen, sind am leichtesten Unregelmäßigkeiten zu erwarten. Es kann auch sehr gut sein, daß in halber Höhe des Fruchtblattes für eine Längsreihe mehr Platz ist als oben oder unten usw.

Wir haben deshalb der Verteilung dieser Übergänge bei den Früchten des Alkoholmaterials unsere Aufmerksamkeit zugewendet und können infolgedessen folgendes darüber mitteilen.

Von den oben erwähnten 255 Früchten zeigten 77 eine oder mehrere Anomalien. In der Liste auf S. 87 waren diese mit der am oberen Teil vorhandenen Stellung angeführt. Es waren:

Calamus heteroideus 7+8 (1) 8+9 (5) 7+10 (1) 9+9 (2) 8+10 (1)
C. unifarius 9+9 (1) 8+10 (2) 9+10 (10) 8+11 (1) 10+10 (6) 9+11 (7) 8+12 (1) 10+11 (8) 9+12 (1)
Coelococcus Warburgii 10+11 (4) 11+11 (1)
Daemonorops fissus 7+7 (3)
D. longispathus 7+8 (1) 6+9 (1)
D. oblongus 7+7 (1) 6+8 (1) 7+8 (3) 6+9 (1)
D. palembanicus 8+10 (1) 9+10 (5) 8+11 (1) 10+10 (1) 10+11 (1)
Raphia pedunculata 6+6 (3) 5+7 (1)
R. vinifera 6+7 (1).

Eine genaue Vergleichung dieser Zahlen mit denjenigen der übrigen, regelmäßigen Früchte zeigt deutlich, daß die Früchte mit 3 m Orthostichen viel weniger Anomalien aufweisen als diejenigen,

welche im Oberteil mit 3m ± 1 anfangen. Als Beweis dafür kann folgende Zusammenstellung dienen:

Orthostichen im Oberteil	Frequenz der Früchte		Orthostichen im Oberteil	Frequenz der Früchte	
	regelm.	unregelm.		regelm.	unregelm.
12	22	4	20	13	15
13	2	1	21	5	14
14	4	5	22	0	1
15	74	7	3m gerade	55	11
16	1	0	3m ungerade	79	21
17	22	6	3m ± 1 ger.	18	21
18	33	7	3m ± 1 unger.	26	24
19	2	17			

Bei den Früchten mit 3 m Orthostichen sind also etwa 4- bis 5mal so viel regelmäßige Früchte wie unregelmäßige, während bei den Früchten mit 3m ± 1 die beiden Gruppen einander etwa die Wage halten.

Dieser bemerkenswerte Unterschied ist nach unseren Voraussetzungen leicht erklärlich. Wenn die relativen Größen von Schuppen und Fruchtblättern so bemessen sind, daß auf jedem Blatt gerade etwa 4 oder 5 oder eine andere beliebige ganze Zahl von Orthostichen Platz finden kann, so entstehen Früchte mit 3m Orthostichen; Unregelmäßigkeiten treten dabei nicht so leicht auf. Wenn aber jedes Fruchtblatt etwa für 4½ Orthostichen Platz hat, so wird das eine Blatt 4, das andere 5 ausbilden können; der Zusammenschluß in der Blattmitte wird aber auch auf einem einzigen Blatt in den verschieden hohen Teilen leicht auf verschiedene Weise stattfinden können, m. a. W. Übergänge werden leicht auftreten können.

Es war aber auch noch direkter zu beweisen, daß die Übergänge sich in der Mittellinie des Fruchtblattes häufen, sonst aber selten sind. Die Gelegenheit dazu boten diejenigen reifen Früchte von *Daemonorops* und *Calamus*, bei denen die Lage der äußeren Suturen durch Nadelstiche von innen heraus bestimmt worden war. Bei diesen Früchten waren insgesamt 64 Übergänge beobachtet worden. Wenn dabei eine Orthostiche schwand, und daneben etwas niedriger eine neue auftrat, so wurde dieses zusammen nur für eine einzige Unregelmäßigkeit gerechnet; nur wenn zwei Übergänge auf einer Frucht durch mehr als zwei Orthostichen voneinander getrennt waren, wurden sie beide mitgerechnet. Die so erhaltenen 64 Übergänge wurden nun in drei Gruppen geteilt:

diejenigen, welche in Randreihen ihrer Fruchtblätter lagen, diejenigen, welche in der mittleren Reihe lagen oder bei gerader Zahl in den beiden mittleren Reihen und schließlich diejenigen als dritte Gruppe, welche in anderen, in Zwischenorthostichen vorkommen.

Die Verteilung war folgende: 5 in den Randreihen, 12 in den Zwischenreihen, 47 in den mittleren Reihen. Dieses Ergebnis spricht für sich selbst; wenn die Übergänge regellos verteilt gewesen wären, so hätte man bei 5zeiligen Fruchtblättern eine Verteilung nach 40, 40 und 20% erwarten müssen, bei 6zeiligen nach 33, 33 und 33 %, bei 7zeiligen nach 29, 59 und 14%. Wir glauben kaum fehlgehen zu dürfen, wenn wir dieses als eine direkte Bestätigung unserer Auffassungen betrachten.

Wir haben oben im 2. Paragraphen in der Tabelle die Früchte mit Stellungsänderungen mit derjenigen Stellung angeführt, die sie in ihren oberen Teilen zeigten. Man versteht jetzt, weshalb dieses geschah: am oberen Teil, wo das System sich zu bilden anfängt, herrschen sozusagen mehr ursprüngliche Verhältnisse. Wir hätten diese Früchte natürlich aus der Tabelle fortlassen können, hätten damit aber ein Element der Auswahl eingeführt, das auf die Ergebnisse vielleicht weniger günstig wirken könnte. Für diese Untersuchungen war es ja geradezu ein Vorteil, daß alle Materialien von jeglicher Herkunft benutzt werden konnten, indem man doch wohl dessen sicher war, daß eine vorherige bewußte oder unwillkürliche Selektion nach Stellungssystemen keinesfalls stattgefunden hatte.

§ 5. Theoretische Betrachtungen über die nach den gemachten Voraussetzungen zu erwartenden Stellungsverhältnisse.

Wir kamen oben zu dem Ergebnis, daß die Stellungsgruppen $n+n$, $n+(n+1)$, $n+(n+2)$, $n+(n+3)$ und $n+(n+4)$ in ihren Frequenzen gewisse gegenseitige Verhältnisse aufweisen, und die Frage ist also angebracht, inwieweit sich diese Verhältnisse aus unseren Voraussetzungen erklären lassen. Wenn wir annehmen, daß jedes neue Glied in möglichst gleichen Entfernungen von zwei schon vorhandenen Gliedern ausgebildet wird, oder, wenn noch nicht genügend ältere Glieder vorliegen, in gleichen Entfernungen von dem Rande der verfügbaren Oberfläche, so können wir daraus ableiten, mit welcher Wahrscheinlichkeit gewisse Stellungen auftreten werden.

Wir sahen oben schon, im 2. Paragraphen, daß die Zahl der Orthostichen auf einem einzigen Fruchtblatt wahrscheinlich in 50% der Fälle eine gerade ist, in 50% eine ungerade. Nach der Wahr-

scheinlichkeitsrechnung ist das ein sehr befriedigendes Ergebnis, indem es nicht von vornherein einzusehen ist, weshalb der einen oder der anderen Kategorie ein Übergewicht zukommen würde.

Wir werden nun aber weiter vorgehen, um die Wahrscheinlichkeit der oben genannten Gruppen n+n usw. zu begründen. Um das zu tun, haben wir zunächst die einfachsten Sonderfälle zu wählen, um durch allmähliche Untersuchung der übrigen und der allgemeineren Fälle ein alle Fälle umfassendes Endergebnis zu erhalten.

Wir fangen nun mit der Betrachtung derjenigen Fälle an, wo auf jedem der drei Fruchtblätter genau für eine beliebige ganze Zahl von Orthostichen Platz ist, und wählen dann noch zuerst den Fall, daß diese Zahl für alle drei Fruchtblätter dieselbe, und zwar eine gerade Zahl ist. Die Gesamtzahl der Orthostichen wird dann also 3m und ebenfalls gerade sein.

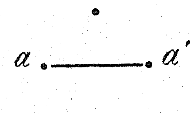


Abb. 2.

Für das weitere Verständnis möchten wir nun den Begriff der Basallinie einführen. Seien in Abb. 2 die Punkte Mittelpunkte von Schuppen, sei weiter die linke Reihe eine Randreihe, die beiden anderen Zwischenreihen, so ist die Stellung von Organ a′ der Höhe nach derjenigen von a mehr oder weniger gleich. Wenn wir diese beiden Organe durch eine Linie verbinden, so ist das ein Stück derjenigen Linie, die wir als Basallinie bezeichnen möchten. Diese läßt sich nach beiden Seiten weiter verfolgen, und wenn der ganze Umkreis der Frucht durch mehr oder weniger genau alternierende Reihen eingenommen wird, kann man die Basallinie um die Frucht herum verfolgen. Nachdem von einem Organ ausgehend die Linie ein Organ jeder dritten, fünften Orthostiche usw. berührt, so muß die Basallinie bei gerader Zahl von Orthostichen nach einem Rundgang wieder in irgend einem Organ der Ausgangsreihe anlangen. Es ist nun leicht einzusehen, daß das System der Organe bestimmt ist, wenn wir wissen, wo die Basallinie die Ausgangsreihe wieder berührt. Kommt die Linie in demselben Organ aus, von wo wir sie anfingen, so ist das System ein wirteliges, n+n; ist es ein Organ, das um eine Stelle höher oder niedriger liegt, so ist es n+(n+2), ist der Unterschied zwei Stellen, so resultiert n+(n+4) usw.

Wir haben nun zu begründen, weshalb in den meisten Fällen Wirtelstellungen auftreten werden, und weshalb die Entstehung von n+(n+4)-Stellungen

fast als ausgeschlossen zu achten ist. Wir bemerken dazu zunächst, daß auf einem einzigen Fruchtblatt die Basallinie nur eine schwache Neigung zeigen wird. Die beiden Randreihen eines einzigen Fruchtblattes sind in ihrer Lage unabhängig. Ist die Lage der Organe beider Randreihen geradezu alternierend, wie in Abb. 3, so wird, wenn die ganze Anlage nicht allzusehr durch Unregelmäßigkeiten gestört wird, bei gerader Zahl von Orthostichen der Anschluß in der Mittellinie so zustande kommen, daß die Basallinie genau horizontal über das Fruchtblatt läuft; sind die Randreihen dagegen gleichgestellt, so wird der Anschluß in der Mitte des Fruchtblattes nur durch eine gewisse Verschiebung

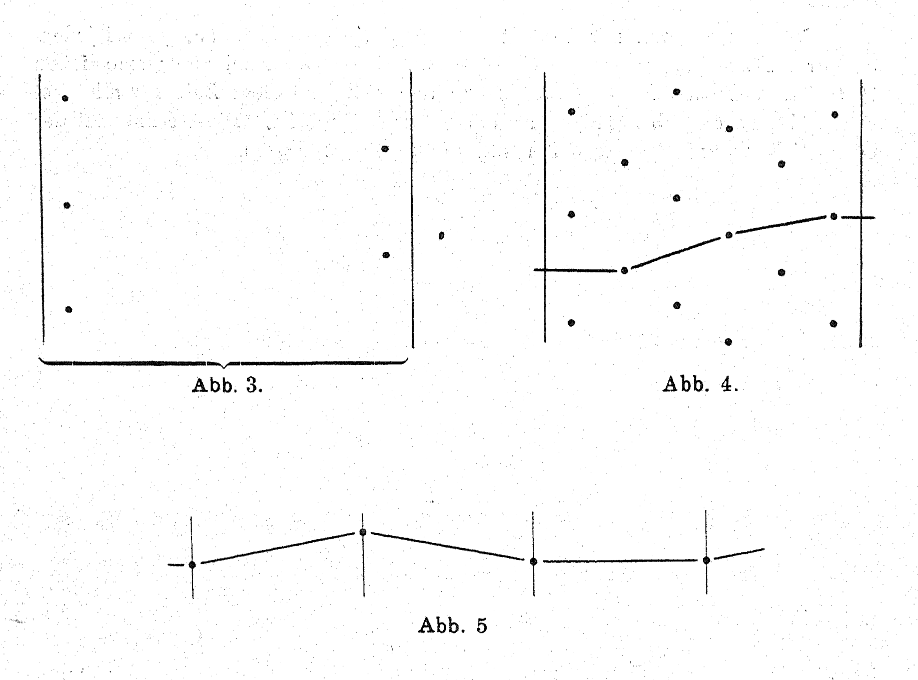


Abb. 3. Abb. 4.

Abb. 5

zustande kommen können, und die Basallinie wird jedenfalls geneigt erscheinen. In Abb. 4 sind sechs Orthostichen eingezeichnet worden; die beiden Randreihen sind gleichgestellt. Beiderseits ist in gewohnter Weise eine alternierende Reihe hinzugebildet; die beiden inneren würden jedoch wieder gleichgestellt sein und sind gegeneinander etwas verschoben gezeichnet. Die Neigung der Basallinie ist hier auf dem ganzen Fruchtblatt, bei ungestörter Aneinanderreihung, so groß wie die Hälfte des Höhenunterschiedes zweier Schuppen einer Orthostiche; wir nannten das schon ½ I. Bei solcher Lage der beiden Randreihen, daß sie weder genau alternieren, noch genau opponiert stehen, wird die resultierende Neigung zwischen o und ½ I begriffen sein.

Das resultierende System wird nun vollständig bedingt durch die Weise, in der die Basallinie um die Frucht herum verläuft; wenn sie auf zwei Fruchtblättern in entgegengesetzer Richtung geneigt ist, kann Wirtelstellung sehr gut auftreten (Abb. 5).

Nach dieser Auffassung wird die Stellung somit bedingt durch die Lage der höchsten Glieder der Randreihe und die Weise, in der sich die ersten einander beeinflussenden Organe neben den drei Suturen aneinander schließen. In der Gegend dieser höchsten Glieder ist die Basallinie selber vielleicht noch nicht geschlossen, indem, wie wir oben sahen, die Schuppen an den Rändern der Fruchtblätter etwas höher reichen als in der Mitte; die Basallinie schließt sich aber bald, etwas tiefer (schematisch in Abb. 6 bei b). Einfachheitshalber werden wir nun denjenigen kleinen Teil, wo die Basallinie noch nicht geschlossen ist und wo die regelmäßige Alternanz vielleicht nicht hergestellt ist, in den folgenden theoretischen Betrachtungen außer acht lassen; unter „höchst gestellte Organe" der Randreihen verstehen wir hier also z. B. nicht die Organe a, a sondern erst b, b.

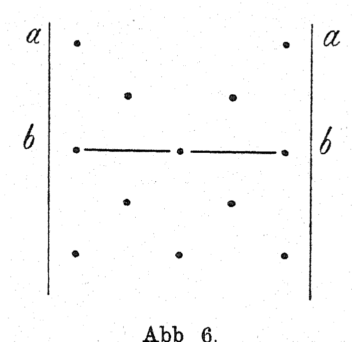


Abb 6.

Die gegenseitige Stellung der sechs „höchsten Organe" ist für das System also maßgebend und, weil die beiden Randreihen beiderseits einer Sutur schon alternieren, eigentlich nur die Lage von drei unter ihnen. Nehmen wir wieder einstweilen den Fall, daß diese drei Organe genau dieselbe Höhenlage einnehmen, so ist die Verteilung dieser drei Organe auf die acht Fälle der Abb. 7 beschränkt. Davon sind aber die Fälle 2, 3 und 8 identisch, ebenso 4, 6 und 7, so daß nur noch vier Typen übrig bleiben. Wir können weiter bemerken, daß 1 und 5 einander spiegelbildlich gleich sind und ebenso 2 3 und 8 einerseits und 4, 6 und 7 anderseits. Wir werden die Typen also bis auf zwei zurückführen können und werden diese in der Folge als Typus 1 (Fall 1 und 5) und 2 (Fall 2, 3, 4, 6, 7, 8) bezeichnen.

Wenn die Lage der höchstgestellten Organe wirklich nur durch den Zufall beeinflußt wird, so wird Typus 2 also etwa eine dreimal so große Frequenz haben müssen wie Typus 1. Es ist aber auch möglich, daß die drei Fruchtblätter nicht alle gleich sind, daß eins unter ihnen, vielleicht das erste in der ursprünglichen Blattspirale, etwas gefördert ist. Dann wird dieses Blatt vielleicht beiderseits ein höchstgestelltes Organ ausbilden; die Aussicht auf Typus 2 ist also vielleicht noch etwas größer als 75 %.

Welche Stellungen werden die beiden Typen nun ergeben müssen? Es ist leicht einzusehen, daß unter den gemachten Voraussetzungen Typus 1 bei regelmäßiger Entwicklung nur Wirtelstellungen liefern kann; auf jedem Fruchtblatt ist bei gerader Zahl der Orthostichen und ungleich hochgestellten höchsten Gliedern die Basallinie horizontal (Abb. 8), was nur zur Wirtelstellung führen kann.

Abb. 7.

Anders ist es bei Typus 2. Hier liegen auf einem Fruchtblatt die höchsten Glieder ungleich und die Basallinie somit horizontal; auf den beiden andern liegen die höchsten Glieder aber gleich; die Basallinie muß also geneigt sein. Und weil die Richtung der Neigung nur dem Zufall zugeschrieben werden kann, so wird in 50 % der Fälle die Neigung auf den beiden Fruchtblättern eine entgegengesetzte, in 50 % die gleiche sein. Ersteres liefert

die Stellung $n + n$, letzteres $n + (n + 2)$ (Abb. 9). Im ersten Fall ist die Basallinie geschlossen (Abb. 9, oben), im zweiten Fall gibt es zwei solcher Linien, die sich als sehr flache Parastichen um die Frucht herumwinden (Abb. 9, unten). Für den betrachteten Fall, daß jedes der Fruchtblätter eine gerade Zahl von Orthostichen bildet und die drei höchstgestellten Randorgane in gleicher Höhenlage liegen, bekommen wir also zusammen das Ergebnis, daß die Aussicht auf Wirtelstellungen 25 % + $\frac{1}{2} \times 75$ % oder 62,5 % ist, die auf Stellungen $n + (n + 2)$ 37,5 %.

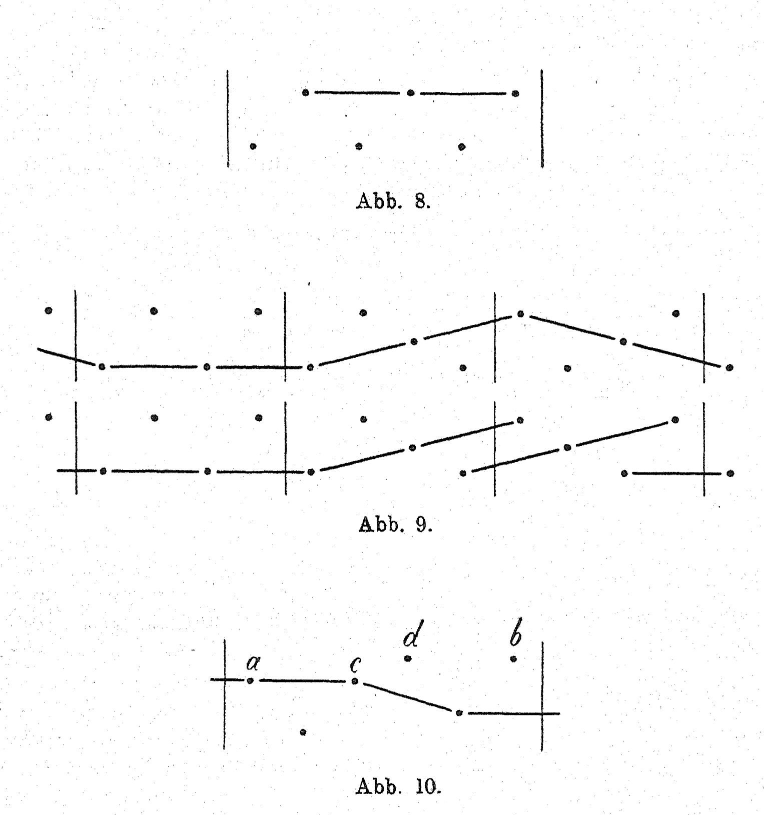


Abb. 8.

Abb. 9.

Abb. 10.

Wir haben nun zunächst dieses Ergebnis insoweit zu verallgemeinern, als wir jetzt die drei höchstgestellten Organe in ihrer Lage als unabhängig voneinander betrachten. Den Höhenunterschied zwischen dem höchstgestellten und dem niedrigsten dieser Organe brauchen wir aber nicht auf mehr als ½ I zu setzen, da bei größerem Unterschied zweier höchsten Organe es genau so werden muß, als ob das höhere gar nicht bestände. Auch wenn der Unterschied genau ½ I beträgt, so wird dadurch nur einer der acht Typen der Abb. 7 in einen anderen derselben Reihe umgewandelt. Die Unterschiede, die für uns in Betracht kommen, liegen also zwischen o und ½ I.

Der Typus 1 wird bei gerader Orthostichenzahl durch solche Unterschiede im allgemeinen nicht berührt. Man kann das leicht folgendermaßen beweisen. Wenn die Organe a und b der Abb. 10 nicht gleich hoch gestellt sind, dabei aber

um weniger als ½ I auseinander liegen, so werden die Organe der in der Mitte zusammentreffenden Orthostichen c und d im allgemeinen eine ähnliche Lage besitzen. Der Zusammenschluß wird also in ähnlicher Weise stattfinden, als wenn die Höhenlage von a und b um ½ I verschieden gewesen wäre. Betrachten wir nun Abb. 11, wo die drei ersten Organe etwas verschieden hoch liegen und danach als 1—3 beziffert worden sind, so ist es klar, daß die Basallinie von Organ 4 über 5 und 6 wieder nach 4 gehen muß, so daß dennoch eine Wirtelstellung auftritt.

Ganz anders steht es in dieser Beziehung mit dem Typus 2. Hier sind bei zwei von den drei Fruchtblättern die beiden höchsten Randorgane genau gleich hoch gestellt, und wir nahmen oben an, daß die Basallinie in solchen Fällen eine ebenso große Aussicht auf Abneigung nach links als nach rechts hat. Das wird hier nun anders: wenn durch die Unabhängigkeit der drei höchsten Organe die beiden Randorgane eines einzigen Fruchtblattes ungleich hoch liegen,

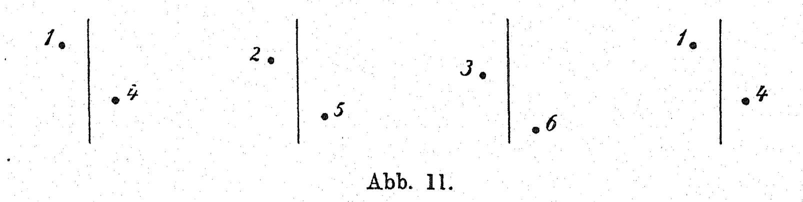


Abb. 11.

so ist damit die Abneigung der Basallinie bestimmt. Wir können das auch so ausdrücken: wenn die beiden Randorgane gleich hoch liegen, so ist die Lage der Basallinie dort — bei gerader Zahl der Orthostichen — labil, bei ungleich hoch liegenden stabil.

Wir haben nun von der Lage der drei höchst gestellten Organe bei Typus 2 hauptsächlich sechs Varianten, die wir durch die Fälle a—f der Abb. 12 veranschaulichen können. Darin sind die Organe selber nicht angegeben worden, nur ihre Rangzahlen, die die relativen Höhenlagen andeuten sollen. Weil hier in allen Fällen die Lage der Basallinie durch die ungleich hohe Stellung der Randreihen stabil ist, läßt sich das Ergebnis eindeutig voraussehen; wir finden leicht, daß die Fälle a, c, d und f Wirtelstellungen ergeben, die Fälle b und e dagegen n+(n+2). Wir können das am einfachsten so andeuten: in a läuft die Basallinie 4—5—3—4; in c 5—4-3—5; in d 5—6—1′—5, wobei wir mit 1′ das nächst folgende Organ unter 1 in derselben Orthostiche andeuten und in f 6—5—1′—6. In b haben wir dagegen 4—6—2′ und 2—4, in e 6—4—2 und 2′—6 als Basallinien, welche somit nicht geschlossen sind.

Die Frequenzen der Stellungen n+n und n+(n+2) werden hier also nicht zueinander stehen wie 62½ zu 37½%, sondern für n+n erhalten wir 25% wegen Typus 1 und $^2/_3 \times 75\% = 50\%$ wegen Typus 2, zusammen also 75%; für n+(n+2) dagegen $^1/_3 \times 75\% = 25\%$.

Natürlich gibt es noch Mittelbildungen zwischen diesem Fall, wo die drei höchstgestellten Organe ungleich hoch stehen können, und dem, wo sie

gleich hoch standen, nämlich wenn zwei gleich hoch stehen, das dritte in anderer Höhe; das Ergebnis wird zwischen den beiden Verhältnissen $62\frac{1}{2} : 37\frac{1}{2}$ und $75 : 25\%$ liegen. Wie es in der Natur verwirklicht sein wird, läßt sich nicht im voraus sagen.

Wir können aber noch nicht zu einem Vergleich mit den gefundenen Prozentsätzen vorgehen, weil wir noch diejenigen Fälle zu betrachten haben, wo die Gesamtzahl der Orthostichen zwar gerade ist, aber nicht 3m, so daß

a	1	2		3 1.	
		4	5 6		4
b	1	3		2 1	
		4	6 5		4
c	2	1		3 2	
		5	4 6		5
d	2	3		1 2	
		5	6 4		5
e	3	1		2 3	
		6	4 5		6
f	3	2		1 3	
		6	5 4		6

Abb. 12.

die einzelnen Fruchtblätter ungleiche Orthostichenzahlen tragen, wie z. B. 4, 5, 5 oder 5, 5, 6. Wir haben dann immer natürlich zwei Fruchtblätter mit ungerader, eins mit gerader Zahl. Der Typus 1 stellt sich also wie in Abb. 13 dar. Wir können uns leicht davon überzeugen, daß, wenn die drei höchstgestellten Organe gleich hoch liegen, dieses in 50% der Fälle $n+n$, in 50% $n+(n+2)$ liefern wird.

Der Typus 2 zerfällt hier in drei Sonderfälle, g, h, i, die in Abb. 14 angedeutet worden sind. Bei näherer Betrachtung ergibt sich, daß g nur $n+n$ liefert, h und i dagegen 50% $n+n$ und 50% $n+(n+2)$; zusammen wird das für alle Fälle wie oben $62\frac{1}{2}\%$ $n+n$ gegen $37\frac{1}{2}\%$ $n+(n+2)$ ergeben.

Wir haben dann noch wieder den Fall zu betrachten, daß auch hier die drei höchst gestellten Organe ungleich hoch stehen. Dieser Fall ist zu verwickelt, als daß wir ihn hier auseinandersetzen könnten. Der Typus 1 liefert je nach der Lage der drei höchsten Organe und nach der Verteilung der geraden und ungeraden Orthostichenzahlen sechs Fälle j, k, l, m, n, o: am Ende liefert

gerade stabil	ungerade labil	ungerade labil

Abb. 13.

die Nachprüfung das Ergebnis, daß Typus 1 genau zwei n+n-Stellungen gibt gegen eine n+(n+2). Typus 2 zerfällt hier zunächst in die Fälle g, h, i der Abb. 14, von denen ein jeder noch wieder die sechs Konfigurationen a—f der Abb. 12 aufweist. Hier führt die Rechnung zu dem Schluß, daß die sechs Fälle g sämtlich Wirtelstellungen liefern, von den sechs von h und i je vier,

g	gerade stabil	ungerade stabil	ungerade stabil
h	ungerade labil	gerade labil	ungerade stabil
i	ungerade labil	ungerade stabil	gerade labil

Abb. 14.

so daß für Typus 2 n+n zu n+(n+2) steht wie 7 zu 2 Zusammen mit Typus 1 liefert das für gerade Orthostichenzahl und ungleich hohe „höchste Organe“ 75% n+n und 25% n+(n+2).

Wir sehen also, daß, unabhängig von der Frage, ob die Orthostichenzahlen der Fruchtblätter gleich sind oder nicht, bei gerader Orthostichenzahl nur Systeme n+n und n+(n+2) zu erwarten sind, und zwar die Wirtelstellungen in $62^1/_2$% der Fälle, wenn die drei „höchsten Organe“ gleich hoch stehen, 75%, wenn sie in ungleichen Höhen stehen. Tatsächlich fanden wir 63% n+n,

36% n+(n+2) und 1% n+(n+4). Letzteres, das Vorkommen von n+(n+4), ist ganz einfach dadurch zu erklären, daß die Bildung in der Pflanze nicht mit der mathematischen Genauigkeit vor sich geht, die wir oben vorausgesetzt haben; sobald die neugebildeten Schuppen der zweiten Orthostiche nicht genau in halber Höhe liegen zwischen denjenigen der ersten, kann so etwas wie n+(n+4) sich in vereinzelten Fällen leicht verwirklichen. Sonst ist die Übereinstimmung mit der ersten Rechnungsweise sehr auffallend.

In gleicher Weise, die wir aber wegen Raummangels hier nicht anführen, läßt sich für die ungeradzeiligen Systeme berechnen, daß die Stellungen n+(n+1) und n+(n+3) allein zu erwarten sind, und zwar, wenn die drei höchst stehenden Organe gleich hoch gestellt sind, im Verhältnis 15:1, also $93^3/_4$% und $6^1/_4$%; wenn die drei aber in ungleichen Höhen liegen, ist nur n+n zu erwarten, also in 100% der Fälle. Tatsächlich fanden wir 98% und 2%.

Hier ist also die zweite Rechnungsweise, mit ungleich hoch gestellten ersten Gliedern, den tatsächlichen Verhältnissen näher als die erste. Wahrscheinlich liegt in der Natur die Wahrheit zwischen beiden Annahmen, so daß die ersten Glieder bald in gleichen, bald in ungleichen Höhen liegen. Jedenfalls können wir aber schließen, daß die tatsächlichen Verhältnisse hinreichend mit den theoretisch ermittelten übereinstimmen, um uns zu den Grundlagen der letzteren einiges Zutrauen einzuflößen.

§ 6. Allgemeine Betrachtung und Zusammenfassung.

Nachdem in der Einleitung als Ausgangspunkt dieser Untersuchung die Frage erwähnt wurde, ob die Schuppen der Lorica Emergenzen oder Blätter seien, erübrigt es sich noch, zu erörtern, ob wir die Antwort darauf jetzt geben können.

Wir müssen nun leider gestehen, daß eine Antwort noch gar nicht zu geben ist. Wir können zwar sagen, daß der von VON MARTIUS erwähnte Gedanke, die Frucht sei von einem Achsenbecher mit Blättern umkleidet, nicht aufrecht erhalten werden kann. Die Alternative ist jetzt nur noch: die Schuppen sind entweder Emergenzen, die in ihrer Aneinanderreihung vieles mit Blättern gemein haben, oder es sind, wie BRAUN das ausdrückte, sekundäre Blätter. Für beides läßt sich etwas sagen, beweisen kann man einstweilen nichts. Vielleicht, daß eine Entscheidung getroffen werden könnte durch erneute Untersuchungen in dem ausgedehnten Formenkreis der Lepidocaryinen oder auch

von anderen Palmen, vielleicht auch, daß die Untersuchung von anderen angeblich regelmäßig angeordneten Emergenzen die Frage durch Analogie beleuchten könnte; das muß aber der Zukunft vorbehalten bleiben.

Zusammenfassung.

1. Die schon von VON MARTIUS gefundene basipetale Entwicklung der Lorica haben wir bestätigen können. Dabei ließen sich folgende neue Tatsachen feststellen. Die Bildung fängt auf den drei Fruchtblättern gesondert an, und zwar beiderseits neben den Suturen. Von da aus schreitet die Lorica basipetal und mesopetal weiter durch Anreihung neuer Schuppen an die vorhandenen. Die benachbarten Randreihen zweier Fruchtblätter treten dabei schon bald in Wechselwirkung, sodaß ihre Glieder alternieren; in der Mitte der Fruchtblätter schließen die Systemteile zu einem Ganzen zusammen. In dieser Weise bildet die ganze Lorica alsbald ein zusammenhängendes phyllotaktisches System aus.

2. Die ausgebildeten Systeme haben in ihrem Regelmaß mit Blattstellungssystemen eine große Ähnlichkeit. Sie unterscheiden sich jedoch von ihnen infolge ihrer abweichenden Entstehungsbedingungen durch folgende Eigenschaften: a) sie weisen immer Orthostichen auf; b) die Zahl der Orthostichen ist in der Mehrzahl der Früchte ein vielfaches von drei; c) die Koordinationszahlen der beiden Parastichenscharen sind entweder gleich oder nicht sehr stark verschieden.

3. Die verschieden großen Unterschiede der Parastichenzahlen zeigen bei den Früchten ungleiche, aber ziemlich konstante, relative Frequenzen. Durch theoretische Betrachtungen konnte gezeigt werden, daß diese relativen Frequenzen aus den Entstehungsbedingungen der Systeme erklärt werden konnten.

Groningen, Botanisches Institut der Reichsuniversität,
im Juli 1928.

Literatur.

1. C. F. PH. DE MARTIUS, Historia naturalis Palmarum. München, 1823—1850.
2. A. BRAUN, Bemerkungen über Placentenbildung. Sitz.-Ber. d. bot. Ver. d. Prov. Br. 16, 1875.
3. A. W. EICHLER, Blütendiagramme. Leipzig, 1875—1878.
4. C. DRUDE, Ausgewählte Beispiele zur Erläuterung der Fruchtbildung bei den Palmen. Bot. Zeit. 35, 1877 Sp. 601.

(7.) Elisabeth Schiemann: Zytologische und pflanzengeographische Beiträge zur Gattung Aegilops.

(II. Mitteilung.)

(Mit Tafel (I)—(VI) und 3 Abbildungen im Text.)

(Vorgetragen auf der Generalversammlung der Deutschen Botanischen Gesellschaft in Bonn am 1. Juni 1928.)

I. Chromosomenzahlen (II. Mitteilung).

In einer ersten Mitteilung über die Chromosomenverhältnisse in der Gattung *Aegilops* konnte bereits über einige Zahlen aus der Sectio *Pleionathera* Eig berichtet werden, für welche nach den bisherigen Untersuchungen die haploide Zahl 14 bekannt war. Die Spezies *ovata* ist dabei vielfach Gegenstand der zytologischen Untersuchung gewesen. Um so mehr mußte es auffallen, daß die von BAUR in Kleinasien gefundene Varietät von *ovata*, var. *anatolica* Eig nur die halbe Zahl $n = 7$ aufweist, die in vielen Reduktionsteilungen und somatischen Mitosen sichergestellt werden konnte. Zieht man gleichzeitig die Tatsache in Betracht, daß auch für *crassa* (und evtl. für *squarrosa*)[1]) verschiedene Zahlen angegeben werden, so war es wichtig, die gleichen Arten aus verschiedenen Herkünften auf ihre Chromosomenzahlen hin zu prüfen. Ich habe deshalb die Zahlen bei allen in unserem Material vorhandenen Herkünften untersucht, meist waren es 2 oder 3 (siehe Tabelle 1) mit dem Resultat, daß innerhalb der Varietäten, auch verschiedener Herkunft, mit einer Ausnahme (siehe unten), die Chromosomenzahl konstant ist, so daß die Herkünfte bei Aufstellung der folgenden Tabelle (siehe Tabelle 2) unberücksichtigt bleiben konnten. Auf Tafel (I) sind die Ergebnisse der neuen Untersuchungen abgebildet. Fig. 10 belegt die Angabe der I. Mitteilung von $2n = 28$ für *Ae. cylindrica* in Übereinstimmung mit SAX. Die Zahl 14 der Sektion *Pleionathera* wurde für *triuncialis* (Taf. IX, Fig. 6 [I. Mitt.] u. Taf. (I), Fig. 3) und *ovata typica* (Taf. (I), Fig. 1) bestätigt. Sie wurde neu festgestellt für *biuncialis* (Taf. (I), Fig. 7) und eine vorläufig als „Bastardtyp" bezeichnete, zwischen *triuncialis* und *triaristata* stehende Form (Taf. (I), Fig. 8 u. 9). Außerdem aber zeigte sich als zweite interessante und überraschende

---

1) Vgl. I. Mitteilung, S. 325.

Tabelle 1.

Liste der zytologisch untersuchten Individuen
— nach Herkünften gesondert —

Art	Herkunft	Bezeichnung	Anzahl
ovata typica	Maltepe . . .	M 4, M 7 . . .	2
ovata var. *anatolica* . . .	Taurus . . .	T 10, T 11 . . .	2
	Angora . . .	An 11.	1
triuncialis	Konia	K 8	1
	Taurus . . .	T 3, T 4. . . .	2
	Angora . . .	An 3	1
triaristata	Weihenstephan		1
	Maltepe . . .	M 6, M 10 . . .	2
„Bastardtyp"	Konia	K 9	1
	Angora . . .	An 3, An 5 . . .	2
biuncialis	Maltepe . . .	M 23	1
cylindrica	Angora . . .	An 10.	1
uniaristata	Maltepe . . .	M 21	1
comosa var. *subventricosa* .	Maltepe . . .	M 19	1
caudata var. *polyathera* .	Konia	K 1, K 2 . . .	2
ventricosa	Weihenstephan		1
speltoides typica	Adana. . . .	Ad 3, Ad 7, Ad 16	3
speltoides var. *ligustica* . .	Adana. . . .	Ad 10, Ad 11, Ad 20	3

Abweichung in dieser Sektion das Vorkommen von Rassen mit $n = 21$ neben solchen mit $n = 14$ innerhalb der Spezies *triaristata*.

Von dem 1926 ausgesäten Material gaben die Wurzelspitzen einer Pflanze nur wenige, schwer zu zählende Teilungsbilder, die aber z. T. sicher auf mehr als 30 zu weisen schienen. Von der gleichen Pflanze war reichlich Ährenmaterial fixiert. Es zeigte durchweg Pollendegeneration, die nach einem noch deutlich differenzierten Leptonema einsetzte. Damit übereinstimmend entwickelte diese Pflanze sich später in solcher Weise, daß sie als „steriler Zwerg" bezeichnet wurde; d. h. sie bildete eine sehr kurze, dichte Blattrosette mit kurzen gedrungenen, aber kräftigen Schossen, die alle steril waren[1]). Es blieb deshalb weiterhin von *triaristata* zunächst nur Wurzelspitzenmaterial zu untersuchen.

---

1) Die Aussaat von Geschwisterselbstung dieses sterilen Zwerges hat 1927 vier Pflanzen vom gleichen Habitus gegeben, die aber voll fertil sind (Taf. (IV), Fig. 19 u. 20).

Hierzu stand eine Sippe aus Weihenstephan zur Verfügung, die mir seinerzeit als *ovata* überlassen worden war, sowie Material aus Maltepe. Die Sippe *triaristata* Weihenstephan hat 2n = 42 Chromosomen (Taf. (I), Fig. 5). Von den Ähren aus Maltepe gaben Zählungen aus Wurzelspitzen in einer Pflanze (M 6) ebenfalls 2n = 42 Chromosomen (Fig. 6, Anaphase); in einer anderen (M 10) 2n = 28 (Fig. 4).

Ich komme damit zu folgender Übersicht über die Chromosomenverhältnisse in der Gattung *Aegilops* (s. Tabelle 2 S. (110), aufgestellt nach dem Berliner Herbar).

Damit ist gezeigt:

I. daß innerhalb einer morphologisch außerordentlich scharf und deutlich charakterisierten Sektion (*Pleionathera* Eig) sich diploide, tetraploide und hexaploide Formen finden;

II. daß die verschiedenen Zahlen — bei *ovata* 7 und 14, bei *triaristata* 14 und 21 — innerhalb der gleichen Spezies vorkommen.

III. Die gleichen Erscheinungen finden sich bei *Aegilops* in einer zweiten, ebenfalls gut charakterisierten Sektion: *Pachystachys* Eig, wo für *squarrosa* 7, für *crassa* 21 und 14, für *ventricosa* 14 Chromosomen bekannt sind. Und selbst wenn man mit ZHUKOVSKY *squarrosa* und *ventricosa* in eigene Sektionen stellen will, so bleibt immer noch *Ae. crassa* als zweites Beispiel mit Varietäten von verschiedener Chromosomenzahl bemerkenswert.

Die Verteilung der Zahlen 7, 14 und 21 innerhalb der Gattung *Aegilops* ist somit prinzipiell abweichend von derjenigen in der Gattung *Triticum*. Während hier der Übergang von der diploiden zur tetraploiden, von dieser zur hexaploiden Form mit einer derart starken morphologischen sowohl wie physiologischen Veränderung verbunden ist, daß vor Kenntnis der Chromosomenzahlen man bereits zu der Einteilung in die Einkorn-, Emmer- und Dinkelreihe gekommen war (die gewissermaßen nur ihre — elegante — Bestätigung in den konstanten Chromosomenzahlen fand), begegnen wir hier bei *Aegilops* der Tatsache, daß

1. Sektionen mit der gleichen Chromosomenzahl (z. B. 7 bei *Macrothera* und *Platystachys*) morphologisch äußerst verschieden sind (vgl. Taf. VIII u. (VI)), und

2. daß in zwei morphologisch gut charakterisierten Sektionen (*Pleionathera* (siehe Taf. (II)—(IV)) und *Pachystachys*) nebeneinander Arten mit 7, 14 und 21 Chromosomen, ja sogar innerhalb der Arten

Tabelle 2.
Chromosomenzahlen in der Gattung *Aegilops* (1928).

Sectio	n	Beobachter	2 n	Beobachter	n
I. *Pleionathera* Eig					
1. *ovata*	14	SAX 1924, PERCIVAL 1927, BLEIER 1926	28	KIHARA 1924	14
ovata var. *anatolica*	7	SCHIEMANN 1928	14	SCHIEMANN 1928	7
2. *triuncialis*	14	PERCIVAL 1927, SCHIEMANN 1928	28	SCHIEMANN 1928	14
3. *triaristata*			28 42	SCHIEMANN 1928	14 u. 21
3 ι. Bastardtyp	14	SCHIEMANN 1928	28	SCHIEMANN 1928	14
4. *biuncialis*			28	SCHIEMANN 1928	14
5 *variabilis*					
6. *Kotschyi*					
II. *Monoleptathera* Eig					
7. *cylindrica*	14	SAX 1924	28	SCHIEMANN 1928	14
III. *Macrothera* Eig					
8. *uniaristata*			14	SCHIEMANN 1928	7
9. *comosa* var. *subventricosa* = *Heldreichii*			14	SCHIEMANN 1928	7
10. *caudata* var. *polyathera*			14	SCHIEMANN 1928	7
IV. *Pachystachys* Eig[1])					
11. *squarrosa*	7	PERCIVAL 1927	28	KIHARA 1924	7 u. 14
12. *crassa*	21 14	PERCIVAL 1927	28	EMME (ZHUK.)	14 EMME 21 PERCIVAL
13 *ventricosa*	14	PERCIVAL 1927, SCHIEMANN 1928	28	KIHARA 1924	14
V. *Platystachys* Eig[1])					
14. *spelloides*	7	PERCIVAL 1927			7
var. *typica* = *Aucheri*	7	SCHIEMANN 1928	14	SCHIEMANN 1928	7
var. *ligustica*	7	SCHIEMANN 1928	14	SCHIEMANN 1928	7
15. *bicornis*					
16 *longissima*					
VI. *Anthera* Eig[1])					
17. *mutica*					

1) Nicht *Pachystachia*, *Platystachia*, *Athera*, wie in der I. Mitt. irrtümlich geschrieben.

Sippen mit 7 und 14, bzw. 14 und 21 Chromosomen bestehen, die im Falle *ovata* var. *anatolica* sicher (vgl. Taf. (II) u. (III), Fig. 8, 9, 14 u. 15), im Falle *triaristata* (siehe Taf. (IV)) möglicherweise systematisch in die Größenordnung von Varietäten fallen. Das gleiche gilt wohl für die Beobachtungen an *crassa*; nach PERCIVAL (6) ist die von ihm untersuchte Form aus Transkaspien hexaploid, während die typischen Formen aus Turkestan tetraploid sind.

Es stellte sich deshalb zunächst die Frage, wie sich die Chromosomen der verschiedenzahligen, nächst miteinander verwandten Sippen der Form und Größe nach zueinander verhalten (vgl. hierzu Taf. IX [I. Mitt.] und besonders Taf. (I), wo Fig. 1—9

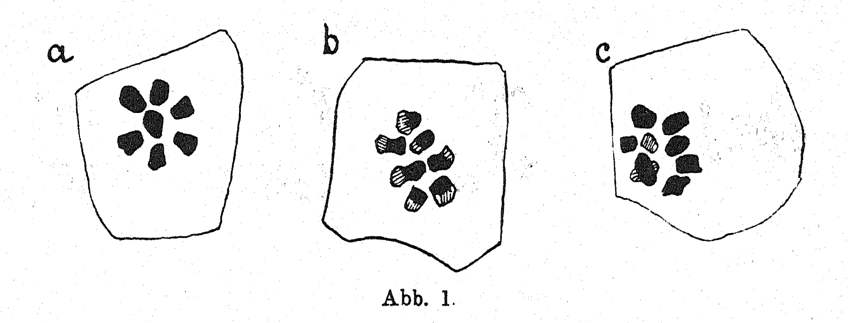


Abb. 1.

Mitosen aus der Sectio *Pleionathera* wiedergibt. Fig. 6 ist eine Anaphase; die zweite Platte, die im nächsten Schnitt etwas schräg liegt, zeigt das entsprechende Bild).

Regelmäßig wiederkehrende Unterschiede in Form und Lage der Chromosomen in den Metaphaseplatten der Wurzelspitzen ließen sich, mit einer gleich zu besprechenden Ausnahme, nicht festhalten. Die Chromosomen sind alle stark gewunden, legen sich daher so gut wie nie in eine Ebene. So sind auch die in Taf. IX (I. Mitt.), Fig. 8 scheinbar kleineren Chromosomen lediglich durch Projektion in die Zeichenebene entstandene Bilder, die stark in die Tiefe gehen. In den zahlreichen durchmusterten Platten, die sich mit Sicherheit zählen ließen, ist nicht eine gefunden, bei der in der Zeichnung die volle Länge und damit Form wiedergegeben werden konnte. Dies gilt ganz besonders von den hochzahligen Typen, bei denen die Chromosomen sich, voll ausgezeichnet, vielfach überschneiden und überdecken würden.

Einzig abweichend von allen anderen ist der hier sog. „Bastardtyp“, der auf Taf. (I), Fig. 9 in einer Metaphase aus denselben

Zellagen dargestellt ist, wie die Figuren 1, 3, 4, 5 und 7 für *ovata*, *triuncialis*, *triaristata* und *biuncialis*. Die Chromosomen sind durchweg kürzer, gerader und daher verhältnismäßig leicht zu zählen und zu zeichnen.

Ebenso ist die Semmelform in den Metaphaseplatten (I. Mitt., Taf. IX, Fig. 6 u. 10) von *triuncialis* und *ventricosa* lediglich als beginnende Teilung aufzufassen. Dies geht deutlich aus den drei nebeneinander gestellten Metaphaseplatten von *ovata* var. *anatolica* (Textabb. 1) hervor, die sich in einem Fach fanden und bei denen die Acht-Zahl in c durch bereits vollendete, etwas vorauseilende Teilung eines Chromosoms zu erklären ist, wie es sich in b schon

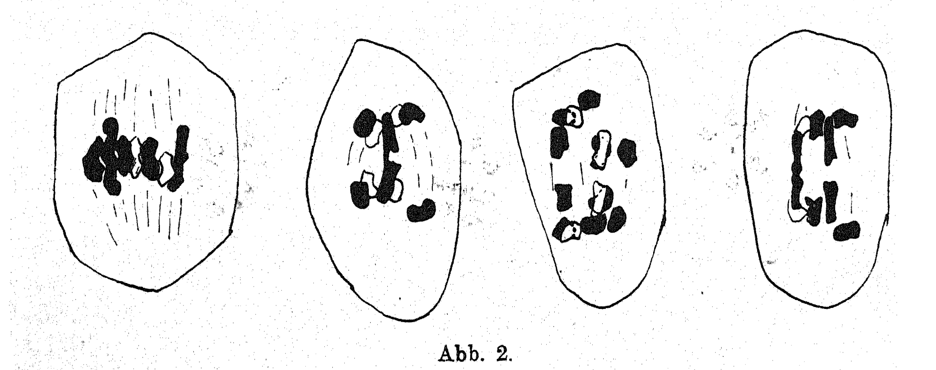


Abb. 2.

zu strecken und einzuschnüren beginnt. Verläuft im allgemeinen in allen untersuchten Arten die Meta- und Anaphase sehr regelmäßig, so ist die Teilung der Chromosomen doch nie ganz synchron, so sehr auch die beiden Geminipartner bei und nach der Trennung ihre Homologie morphologisch zeigen (Textabb. 2). Die beiden Bilder dürften im Vergleich mit Spezieskreuzungen, wo zurückbleibende Chromosomen im allgemeinen als Teilungsstörungen gedeutet werden, von Interesse sein.

Ein Vergleich der Chromosomen von *ovata* var. *anatolica* mit denen von *typica* in der Reduktionsteilung nach Form und Größe steht noch aus, da Ährenmaterial von *ovata typica* erst diesen Sommer zur Verfügung stand. Von denen von *triuncialis*, also der nächstverwandten tetraploiden Art, sind sie nicht verschieden, wie ein Vergleich von Taf. IX, Fig. 3 u. 6 (I. Mitt.) zeigt.

Deutlich kleiner dagegen sind die Chromosomen in den Metaphaseplatten von *ventricosa* (Fig. 10) und von *speltoides* (Fig. 12). Die untersuchte *ventricosa*-Sippe stammt aus Weihenstephan; das

Bild zeigt die Chromosomen bereits bei beginnender Einschnürung, ist also absolut mit dem von *triuncialis* (Fig. 6) zu vergleichen. Ebenso sind Fig. 3 (*ovata* var. *anatolica*) und Fig. 12 (*speltoides*) genau im gleichen Stadium (alle auf Taf. IX).

Die Sektionen *Pachystachys* und *Platystachys* haben also (soweit bisher untersucht) kleinere Chromosomen als die Sektion *Pleionathera*.

Es liegt deshalb der Gedanke nahe, daß die Genome der verschiedenen Sektionen (auch bei gleicher Zahl) untereinander verschieden sind und verschieden auch von den zahlenmäßig uneinheitlichen Sektionen.

Es muß deshalb natürlich von allergrößtem Interesse sein festzustellen, wie sich die Paarung der Chromosomen vollzieht

I. bei Kreuzung von Varietäten, die sich der Zahl nach unterscheiden, also: *ovata typica* × *ovata* var. *anatolica* oder: *triaristata* 14 × *triaristata* 21;

II. bei Kreuzung von Spezies verschiedener Sektionen, mit zwar gleichzahligen, evtl. aber verschieden großen Chromosomen — und wie sie sich genetisch auswirkt.

Die gleichen Fragen erheben sich dann für die Kreuzung der *Aegilops*-Arten mit den diploiden, tetraploiden und hexaploiden Weizen. Haben die 7er-Sätze der verschiedenen Sektionen das gleiche Genom mit entsprechendem allelomorphen Genbestand, so dürfte die Affinität zwischen *Aegilops*- und Weizenchromosomen stets gleichartig sein. Stellen sie aber ganz verschiedene Genome dar, so werden sich die Bindungen mit den 7er-Sätzen der drei Weizenreihen bei Kreuzungen mit Arten der verschiedenen *Aegilops*-Sektionen verschieden gestalten.

Wie bekannt, gelingen die *Aegilops* × Weizenkreuzungen nur in geringem Prozentsatz, ohne daß sich eine Gesetzmäßigkeit hierfür bisher hat feststellen lassen. Möglicherweise läßt sie sich in der Beantwortung der eben skizzierten Fragestellung finden. Von den 1926 bestäubten 181 *Aegilops*-Ähren und 39 Ähren der reziproken Kreuzung (die Zahl der zur Bestäubung geeigneten Blüten in der Ähre schwankt bei den verschiedenen *Aegilops*-Arten zwischen 6 und 40) wurden im ganzen 126 Körner auf *Aegilops*, 40 auf Weizen geerntet und ausgesät. Hieraus sind 64 Bastardpflanzen erwachsen, die sich auf 23 Kreuzungen verteilen (davon sind 4 Kreuzungen mit 15 Individuen = *Aegilops* × *Secale*). LEIGHTY, SANDO und TAYLOR (3) geben für ihre Versuche ähnliche Zahlen (z. B. 1921 für Kreuzungen *ovata* und *triuncialis* × *Triticum*)[1]):

1) Von mir zusammengestellt nach Tab. 1, S. 112/113.

Bestäubt	131 Ä.	= 706 Bl.	gaben 277 S.;	hieraus 139 Pflz.
Reziprok	14 „	= 249 „	„ 14 „	„ 7 „
Meine Bestäubungen 1926	181 „	—	„ 126 „	„ 53 „
Reziprok	39 „	—	„ 40 „	„ 11 „

Es ist also, wie diese Zahlen zeigen, auch die Keimfähigkeit der Bastardsamen eine sehr geringe, ohne daß man bei der Aussaat die Körner ohne weiteres auszuscheiden sich veranlaßt sieht. Diese Verhältnisse bedürfen durchaus noch weiterer Klärung.

Was nun die bisher veröffentlichten Beobachtungen über die Bindungen zwischen *Aegilops*- und *Triticum*-Chromosomen betrifft, die insbesondere für die phylogenetischen Zusammenhänge der beiden Gattungen von Interesse sind, so sind zytologisch bisher untersucht:

I. die sog. „*Aegilotricum*"-Bastarde von TSCHERMAK und BLEIER (9), und zwar: aus der 5. bzw. 6. Generation ab F_1 fertiler und konstanter Bastarde von *Aegilops ovata* × *Triticum dicoccoides* und *Ae. ovata* × *Triticum durum*, also die Kombination: *ovata*-Gruppe × Emmer-Reihe (= 14 × 14). Die zytologische Untersuchung ergab, daß diese beiden konstanten *Aegilotricum*-Bastarde ha 28 Chromosomen, also die Σ der Zahl der beiden Eltern besitzen und eine normal verlaufende Reduktionsteilung aufweisen; sie müssen also durch Ausfall der Konjugation und folgende Längsteilung entstanden sein. Das deutet auf einen Wesensunterschied zwischen dem *ovata*- und dem Emmer-Genom.

Aegilotricum, das von TSCHERMAK ausführlich beschrieben ist, ist kein *Triticum* vom Dinkeltyp. Außerdem sind die Dinkel nicht oktoploid, sondern hexaploid (mit 7 als Grundzahl). Das TSCHERMAKsche Experiment zeigte also zwar einen Weg, der durch Gattungskreuzung zu einer konstanten neuen Form (Art?) führt, zeigte aber nicht den Weg, den die Natur bei der Bildung der Dinkelweizen eingeschlagen hatte. Die Ableitung der Dinkelweizen aus der Emmerreihe durch Einkreuzung von *Aegilops* setzt aber in irgendeiner Form die Chromosomenkombination 14 + 7 voraus. Die in künstlichen Kreuzungen sonst verwendeten *Aegilops*-Arten haben ebenfalls 14 Chromosomen, so vor allem *ovata*, *cylindrica* und *ventricosa*, die in den phylogenetischen Hypothesen eine Rolle spielen. PERCIVAL hatte 7 zwar bereits für *Ae. squarrosa* und *speltoides* angegeben; Kreuzungen von Emmern mit diesen sind mir aber nicht bekannt.

TSCHERMAK andererseits weist zwar darauf hin (S. 127), daß es nach den Untersuchungen von DE MOL unter der Bezeichnung

Triticum dicoccoides sowohl Formenkreise mit 7 als auch mit 14 Chromosomen gäbe. Eine Nachprüfung des DE MOLschen Materials durch FLAKSBERGER hat aber gezeigt, daß die von DE MOL untersuchte Form mit 7 Chromosomen *Tr. aegilopoides* var. *Mayssuriani* ist (2).

II. Als Zweiter untersuchte PERCIVAL (6) den gleichen Kreuzungstyp, nämlich *ovata* × *Tr. dicoccum*, sowie die Kombination *Ae. ovata* × *Triticum vulgare*, also 14 × 21. Hier fand er in F_1 schwache unregelmäßige Paarung und Wanderung der bi- und univalenten Chromosomen nach den Polen in zwei Gruppen. Er sieht die Paarung als Autosyndese an innerhalb der Gattungschromosomen, nicht als echte Geminibildung.

III. Anders dagegen fanden K. und H. J. SAX (7) in F_1 von *Aegilops cylindrica* × *Triticum vulgare* — also 14 aus einer anderen Sektion × 21 — in der Metaphase der I. Teilung 7 bivalente und 21 univalente und deuten die Bindung als Syndese zwischen 7 *Aegilops*- und 7 *Triticum*-Chromosomen, so daß 7 weitere *Aegilops*- und 14 *Triticum*-Chromosomen ungepaart bleiben. Da indessen die *Aegilops*- und *Triticum*-Chromosomen sich nach Form und Größe bisher nicht unterscheiden lassen, bleibt auch die Frage nach der Bindung der experimentellen Kreuzungsanalyse vorbehalten. Die einfache Lösung: der Chromosomensatz von *Triticum vulgare* bestehe aus 14 Emmer- + 7 *Aegilops*-Chromosomen, wovon bei Kreuzung mit *Aegilops* eben nur die 7 letzteren einen Partner finden, ist jedenfalls auf dem Wege über die 14chromosomigen *Aegilops*-Arten bisher nicht bewiesen und wird sich nur durch ein Zusammenarbeiten zytologischer und genetischer Analysen klären lassen.

II. Pflanzengeographische und biologische Beobachtungen.

Im folgenden soll, an der Hand von Tagebuchaufzeichnungen und mündlichen Ergänzungen von E. BAUR, sowie eigenen Beobachtungen während der Kultur in Dahlem einiges zur geographischen Verbreitung, zur Systematik und Biologie des den vorliegenden Untersuchungen zugrunde liegenden Materials berichtet werden[1]). Wie bereits mitgeteilt, ist das Material im Juni 1926 von BAUR in Anatolien gesammelt und dürfte für das bereiste Gebiet vollständig sein[2]). Die BAURsche Sammlung umfaßt z. T. Pflanzen, die herbarmäßig eingelegt waren, vor allem von Standorten, wo die Ähren noch

1) Herrn Prof. BAUR spreche ich für die Überlassung des Materials zur Bearbeitung meinen besten Dank aus.

2) Einige kurze Angaben von K. MEYER über das gleichzeitig von BERKNER-Breslau dort gesammelte Material, siehe in (4).

nicht reif waren. Das meiste aber war in reifen Ähren gesammelt und zwar, soviel wie möglich, pflanzenweise geerntet. Zu dem BAURschen Material kommt noch eine Sammlung aus Maltepe am kleinasiatischen Ufer, südlich von Konstantinopel, von einem Truppenübungsplatz, wo *Aegilops* unweit der Küste massenhaft als Unkraut wächst. Dies Material bestand durchweg aus Einzelähren, die wiederum z. T. pflanzenweise gesammelt, z. T. aber in buntem Gemisch zusammen geworfen waren; es stellt eine wertvolle Ergänzung der BAURschen Funde dar.

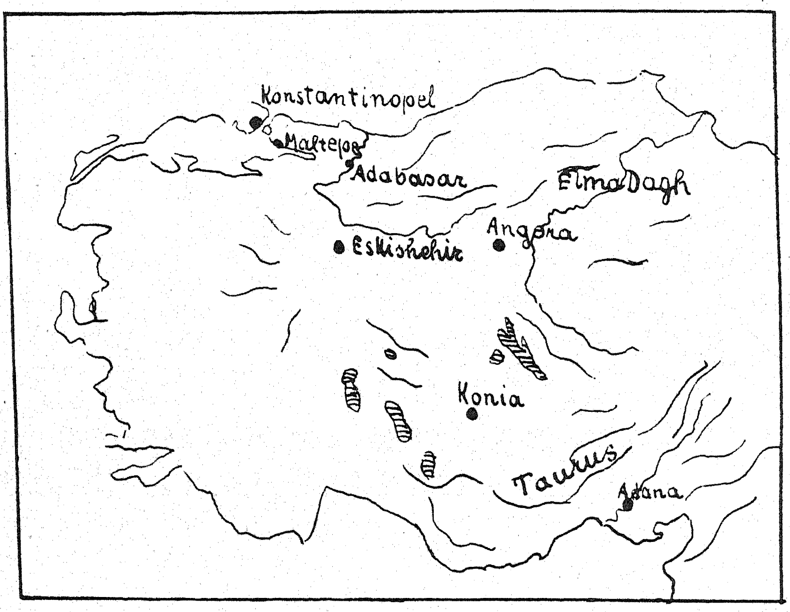


Abb. 3.

Das Material wurde in der Weise weiter verarbeitet, daß ich in Dahlem im Herbst 1926 die Körner je einer Ähre unter einer Nummer aussäte und Spelzen- und Ährenreste aufbewahrte. Nach diesen, zusammen mit der Ernte 1927, die unreifes Pflanzenherbarmaterial + reife Ähren lieferte, hat im Februar 1928 Dr. EIG-TEL-AVIV unser Material bestimmt (siehe hierüber d. I. Mitt.). Die weitere Sichtung erfolgte an der Hand des Berliner Herbars.

Nach ZHUKOVSKY (X) ist das Hauptverbreitungszentrum der Gattung *Aegilops* im Sinne VAVILOVS Kleinasien mit Syrien und Palästina. Hier ist daher die größte Zahl von Arten vertreten und darunter alle diejenigen Arten, die eine weite Verbreitung haben.

Dem entspricht die Tatsache, daß unser Material 10 der 18 von EIG (bzw. 21 von ZH.) angegebenen Arten enthält, und darunter Vertreter aller der von EIG aufgestellten Sektionen, außer einer. (Vgl. Tab. 2.)

BAUR suchte, bzw. sammelte:

I. im Norden in der Gegend von Adabazar und in der Sakarja-Niederung,
II. bei Eskishehir,
III. bei Angora,
IV. am Elma Dagh,
V. bei Konia,
VI. im Taurus,
VII. bei Adana.

In dem den nördlichen Gebirgen vorgelagerten Küstenstrich, in der Ebene von Adabazar, fand sich ebenso wenig *Aegilops*, wie in der gleich südlich dieses Höhenzuges gelegenen weiten Ebene des Flusses Sakarja. Erst weiter südlich im Gebirge, hinter der Stadt Eskishehir, wurde die erste *Aegilops*pflanze gefunden (ein ziemlich schwaches Exemplar von *Ae. triuncialis)*, vereinzelt an einer Stelle, die sicher vor Ziegenfraß geschützt war; daneben fand sich *Triticum villosum* und 1 Exemplar von *Tr. boeoticum*; alles jedoch noch unreif. (Tagebuch-Notiz BAUR, 18. VI.) Die Hauptverbreitung, sowohl der Masse als den Arten nach, hat in den bereisten Gebieten die Gattung *Aegilops* im Taurus in den regenreichen Waldgebieten, die den Südabhang des Taurus nach der Ebene von Adana hin bedecken.

Während Hafer und Roggen überall wild als Unkraut in den Weizen- und Gerstenfeldern und nur so zu finden sind, ist die Verbreitung von *Aegilops* von der des Kulturgetreides völlig unabhängig. Es findet sich zwar vielfach auch an Rainen und Feldrändern im Kulturgebiet, reicht aber über dieses weit hinaus. So geht es z. B. im Taurus, als echte Wildpflanze, weit in die Kiefernwälder hinein, wo immer nur ein wenig Licht hinkommt, überzieht und durchsetzt kahle Weiden und Grashänge in geradezu erstaunlichen Massen und in der größten Formenmannigfaltigkeit, alle Arten durcheinander wachsend. Diese Tatsache ist blütenbiologisch von Interesse. BAUR hat sich bemüht, beim Sammeln pflanzenweise zu ernten. Das dichte Zusammenwachsen brachte es mit sich, daß trotzdem in einzelnen Fällen Ähren zweier Arten in eine Tüte geraten waren, die sich, wie wir sehen werden, phänotypisch sehr ähnlich sind. Die Aussaat des Jahres 1926/27 zeigte indessen, daß dennoch die Arten hochgradig homozygot waren;

es überwiegt also, trotz starken Offenblühens, die Autogamie durchaus. Alle diese Pflanzen sind habituell kräftig, frohwüchsig und haben dies auch bei der Absaat in Dahlem beibehalten. In diesem Gebiet wurden gefunden: die Arten *triuncialis* L., *triaristata* Willd. und eine zwischen beiden stehende Form, die noch nicht endgültig bestimmt ist und bei uns als Bastardtyp bezeichnet wurde. Von diesen umfaßt *triuncialis* L. (Fig. 5 und 10[1])) nach ZHUKOVSKY und EIG das größte Areal; es wurde dementsprechend von BAUR überall gefunden. *Triaristata* Willd. (Fig. 11, 16—21), das (nach ZH.) eine ähnliche Verbreitung hat, aber in Asien nicht so weit nach Osten reicht, ist in unserm Material relativ selten; überall aber steht neben beiden der intermediäre „Bastardtyp“ (Fig. 6 und 12), der sich in Kultur als völlig konstant erwies und sich, wie oben gezeigt, durch charakteristische Chromosomenform auszeichnet.

Von *biuncialis* Vis. (Fig. 7 u. 13) waren nur vereinzelte Ähren eingesprengt. In dieselbe Gruppe, im Habitus besonders *triaristata* äußerst ähnlich, ist *ovata* var. *anatolica* Eig (Fig. 2, I. Mitt. und Fig. 9 und 14) zu stellen [Diagnose s. in (1)]. Diese sehr charakteristische und von *ovata typica* gut unterschiedene Varietät, die sich, wie in der I. Mitt. gezeigt, durch die haploide Zahl 7 auszeichnet, ist in Kleinasien weit verbreitet und tritt hier an die Stelle der allgemein bekannten und in Versuchen verwendeten var. *typica*, die in Kleinasien nur im NW. vorkommt und sich dementsprechend nur, aber in vielen Exemplaren, im Material von Maltepe befindet. (Fig. 8 und 15.) Sie unterscheidet sich von ihr vor allem durch die lang ausgezogene sterile Ährenspitze, die von meist 3 sterilen, rudimentären Ährchen gebildet wird. Mit *ovata* gemeinsam ist ihr die stark gebauchte Hüllspelze mit leierförmig geschwungenen Nerven und meist 4 Grannen. Im Berliner Herbar befindet sich ein von HAUSKNECHT bei Aleppo und ein von KRAUSE bei Samsun Dagh (westl. Kleinasien) gesammeltes Exemplar.

Den Habitus der Pflanzen zeigen die kurz vor der Blüte in vollem Laub aufgenommenen Töpfe; nur Fig. 8 und 20 zeigen ein späteres Stadium, bald nach der Blüte, aber auch noch bei frisch grünen Blättern.

Im Innern Kleinasiens sind von BAUR noch 2 weitere Strecken bereist. Einmal die Ebene um Konia, die ein fruchtbares Weizengebiet darstellt, klimatisch als kontinental zu bezeichnen ist. Hier findet sich *Aegilops* an allen Rainen, etwa in denselben

1) Die folgenden Figurennummern beziehen sich auf die Tafeln (II)—(VI).

Formen wie im Taurus. Am reichlichsten ist wiederum wie dort *triuncialis* vertreten; daneben der schon genannte Bastardtyp. Auch das einzige Exemplar von *cylindrica* Host. fand sich hier, was damit übereinstimmt, daß ZHUKOVSKY hier die westlichste Grenze für *cylindrica* setzt. In *caudata* und zwar nur in der var. *polyathera* (I. Mitt. Taf. IX Fig. 1 und Taf (V) Fig. 22) begegnet uns hier ein Vertreter einer Sektion *Macrothera*, die sonst ihr Verbreitungsgebiet mehr westlich hat und von der sich dementsprechend die 2 anderen uns noch fehlenden Arten *comosa* und *uniaristata* im Material aus Maltepe finden. (S. unten.)

Die Gattung *Aegilops* reicht noch weit in die großen Salzsteppen südlich und östlich von Konia hinein, findet sich aber nicht mehr in der Uferflora der Salzseen selbst. Dieselben Typen, außer *cylindrica* finden sich endlich in der Umgegend von Angora, wo *Aegilops* als Unkraut weit verbreitet Raine, Triften, brachliegende Äcker überzieht; überall, auch wo es in dieser Weise der Kultur folgt, typisch wild, wie etwa bei uns *Hordeum murinum*, und überall zusammen mit *Triticum monococcum*. Im Gebirge steigen beide nicht höher als 1000 m — bis zu dieser Höhe ist *Aegilops* auf dem Wege zum Elma Dagh noch gefunden.

Das in Maltepe gesammelte Material (das in diesem Jahr zuerst in Dahlem in Pflanzen steht und deshalb noch nicht ganz ausgewertet ist) besteht aus den Spezies *triuncialis*, *triaristata*, *biuncialis* und *ovata typica*. Es brachte ferner die für die zytologische Untersuchung vor allem wichtige Ergänzung der Sektion *Macrothera*, die auf einen kleinen Bezirk: Balkan, Dalmatien, West- und Mittelanatolien beschränkt, in Vertretern der Spezies *uniaristata* Vis. und *comosa* Sibth. u. Sm. (Taf. IX, Fig. 4 und 5 und Taf. (V), Fig. 23 und 24) gefunden wurde. Dieser Fundort an der westlichen Küste Kleinasiens entspricht den Angaben ZHUKOVSKYs, wonach *uniaristata* und *comosa* var. *subventricosa* Boiss. = *Heldreichii* Holzm. maritime Vertreter dieser Sektion sind, während die in Konia, Angora und im Taurus gesammelte Art *Ae. caudata* (nebst *comosa typica*) mehr kontinentale Formen sind.

Während für alle diese Gegenden die Sektion *Pleionathera* in verschiedenen Vertreternnach Osten mit der Beimischung von *cylindrica*, nach Westen mit *Macrothera*, charakteristich ist, enthält das südlich des Taurus gesammelte Material nur die eine Art *Ae. speltoides* Tausch. (Taf. VI.) Es ist dies die zwischen dem Taurus und dem Meer liegende breite und sehr fruchtbare Ebene, die nach Norden geschützt, ein ganz subtropisches Klima zeigt.

Landwirtschaftlich wird hier im wesentlichen Baumwollkultur getrieben, deren Zentrum, auch für die Ausfuhr Adana ist. In diesem Gebiet bestand die äußerst üppige *Aegilops*-Vegetation ausschließlich aus *Ae. speltoïdes*, welche Spezies nach ZHUKOVSKY von Palästina, Syrien südnördlich quer durch Kleinasien und in der Krim verbreitet ist. Zu dieser Angabe stimmt der einzige anderweitige Fundort von *Ae. speltoides* in der BAURschen Sammlung, nämlich ein Exemplar vom Elma Dagh. Hier in der Ebene von Adana tritt *speltoides* so massenhaft auf, daß oft ganze Strecken wie besät erscheinen.

Aegilops speltoides Tausch kommt in 2 morphologisch sehr verschiedenen Formen vor, die EIG als var. *typica* und var. *ligustica* Boiss. bezeichnet. Davon ist var. *typica* als *Ae. Aucheri* bekannt und zeichnet sich durch eine lange, eng zylindrische, meist unbegrannte Ähre aus (Fig. 33), die nur im Endährchen in 2 lange, in der Reife spreizende Grannen ausläuft. Die Spindel ist zäh, die Ähre artikuliert wie die Mehrzahl der *Aegilops*-Arten am Grunde der Ähre, indem sie über dem untersten rudimentären Ährchen abbricht. (Fig. 31.) Da zudem die Körner mit den Spelzen verwachsen sind, verbreitet sich die Form immer ährenweise, bildet also stets beim Keimen sofort dichte, aus mehreren Individuen bestehende Horste. Die Pflanzen (Fig. 28) sind äußerst frohwüchsig; BAUR beschreibt sie als fast meterhoch, und so standen sie auch in der Absaat in Dahlem. Sehr abweichend von den anderen *Aegilops*-Arten sind die jungen Keimpflanzen, die feinfädige Blätter von fast stielrundem Querschnitt haben. (Fig. 25, neben *triuncialis* Fig. 26 und *ovata* var. *anatolica* Fig. 27.) Dem Habitus nach bis zur Ausbildung der Ähre ist von dieser nicht zu unterscheiden die var. *ligustica* Boiss., die gemeinhin unter dem Namen *speltoides* Tausch bekannt ist. Im Verlauf des Schossens der Ähre bleibt sie in der Höhe hinter var. *typica* zurück und bildet nun eine morphologisch stark abweichende Ähre aus (Fig. 29 und 32).

1. Länge 8—10 cm gegen 12—15.
2. Alle Ährchen begrannt, das Endährchen nicht länger als die andern, Grannen zart.
3. Artikulation wie *Triticum dicoccoides*, d. h. die Ähre zerfällt in ihre Vesen, das Ährchen jeweils mit dem ihm zugehörigen Spindelglied (Fig. 30). In jedem Ährchen werden im allgemeinen 2 große und 1 kleines Korn ausgebildet, die also bei der Verbreitung zusammenbleiben und an einer Stelle keimen.

Diese beiden Varietäten waren in dem Material von BAUR wegen der großen morphologischen Verschiedenheit, soweit Ähren gesammelt waren, stets gut getrennt; sofern aber Herbarpflanzen gesammelt waren, vielfach dicht miteinander gemischt und verwachsen. Die Einzelaussaat in Dahlem erfolgte nach Ähren getrennt, und es wurden 1927 immer je 6—7 Pflanzen bis zur Reife gezogen. Die Ernte ergab:

var. *typica* 12 Familien konstant,
1 Familie spaltend in 5 *typica* : 1 *ligustica*,

var. *ligustica* 8 Familien, aufspaltend in reine *ligustica* und reine *typica* ohne irgend welche Zwischentypen i. V. 16 *typica* : 32 *ligustica*.

Die Zahlen sind klein, die Aufspaltung aber sehr deutlich. Es wurde deshalb im Herbst 1927 zur Aufspaltung geselbstetes Material in größerem Umfange ausgelegt. PERCIVAL hatte ähnliches beobachtet und zeigte Herbarmaterial davon beim Berliner Genetikerkongreß. Seither ist mir eine vorher übersehene Arbeit von MICZYNSKI (5) bekannt geworden, der diesen Fall bereits experimentell untersucht und monohybride Vererbung für den Gesamtkomplex: Artikulation, abweichender Begrannungstyp, Ährenlänge, Habitus nachgewiesen hat. Dabei ist die Dominanz des *ligustica*-Typus, was meine Erfahrungen bestätigen, fast vollkommen. Nur durch Messung konnte MICZYNSKI in den experimentell erzeugten F_1-Bastarden die etwas größere Länge der Endgrannen feststellen:

MICZYNSKI fand in 3jährigen Versuchen:

341 *ligustica* : 160 *typica* = 2,73 : 1,27 ± 0,078

$$\frac{D}{m} = 3,519$$

Meine diesjährige Aussaat[1]) ergibt:

aus *typica*-Selbstung:

37 Familien konstant = 558 *typica* Individuen

aus *ligustica*-Selbstung:

7 Familien konstant = 51 *ligustica* Individuen
24 „ spaltend = 426 Individuen und zwar:

267 *ligustica* : 159 *typica* = 2,51 : 1,49 ± 0,084

$$\frac{D}{m} = 6,08$$

1) Endgültige Auszählung nach der Reise Ende Juli bei der Korrektur eingesetzt.

Außerdem spalteten 7 *typica* Familien mit zusammen 216 Individuen je 1 oder 2 *ligustica* Pflanzen ab, wofür ich heute noch keine Deutung geben kann.

In beiden Versuchen ist das über der Fehlergrenze liegende Überwiegen der Rezessiven auffallend; MICZYNSKI vermutet „biologische Elimination der dominanten Typen". Eine Erklärung ist z. Z. noch nicht möglich.

Mit diesem Vererbungstypus übereinstimmend, sind beide Formen, wie in der I. Mitt. gezeigt wurde, zytologisch ununterscheidbar.

Ebenso erklärt sich daraus die Art des Vorkommens in der Natur. Da aus den 2—3 Körnern eines *ligustica*-Ährchens nach der Natur der Verbreitung nebeneinander in festem Verbande *typica* und *ligustica* keimen können, ist ihre feste Durchwachsung in wildem Zustande ohne weiteres verständlich.

Zusammenfassend gebe ich die Verbreitung der in unserem Material vorhandenen Arten in Tabelle 3.

Tabelle 3.

Verbreitung der Arten in den bereisten Gebieten Kleinasiens. (Sammlung BAUR.)

	Bestände					Einzelpflanzen	
	Maltepe	Angora	Konia	Taurus	Adana	Eski-shehir	Elma-Dagh
ovata typica	++						
ovata var. *anatolica*		++		++			
triuncialis	++	++	++	++		+	
triaristata	++			+			
Bastardtyp		++	++				
biuncialis	+			+			
caudata var. *polyathera*		++	++	+			
comosa var. *subventricosa*	++						
uniaristata	++						
cylindrica			+				
speltoides					++		+

Sie zeigt:

1. die starke Verbreitung von *Ae. triuncialis*;
2. das Vikariieren von *ovata typica* im Westen und *ovata* var. *anatolica* in den übrigen Teilen Kleinasiens;

3. das Vikariieren vom „Bastardtyp“ im zentralen Kleinasien und von *triaristata* in den Randgebieten;
4. das maritime Vorkommen von *uniaristata* und *comosa* var. *subventricosa*, das mehr kontinentale von *caudata* var. *polyathera*;
5. *Ovata typica* erreicht an der W-Küste Kleinasiens seine Ostgrenze; *cylindrica* in der Ebene von Konia seine W-Grenze (cf. ZHUKOVSKY);
6. das Areal von *speltoides* überschneidet nach ZHUKOVSKY den Osten Kleinasiens in nord-südlicher Richtung; dem entspricht sein Vorkommen in Adana und auf dem Elma-Dagh.

Für eine Zusammenfassung der zytologischen Resultate sei auf Tabelle 2 verwiesen.

Berlin-Dahlem, Institut für Vererbungsforschung, Juni 1928.

Literatur.

(1) EIG, A. (1928): Notes sur le genre *Aegilops*. Bull. Soc. Bot. Genève Série 2, vol. XIX, fasc. 2, 1—12.

(2) FLAKSBERGER, C. A. (1926): A contribution to the study of wild *monococcum* and *dicoccum*. Bull. appl. Botany 16, Heft 3, S. 201—234 (russ. m. engl. Zus.).

(3) LEIGHTY, C. E., SANDO, W. I., and TAYLOR, I. W. (1926): Intergeneric hybrids in *Aegilops*, *Triticum* and *Secale*. Journ. Agric. Research 33, 101—141.

(4) MEYER, K. (1927): Über *Aegilops*-Formen. Pflanzenbau 3, 301—305.

(5) MICZYNSKI, K. (1927): Etudes génétiques sur le genre *Aegilops*. Acta Soc. Botanicorum Poloniae IV. Supplementsband, 20—41 (poln. mit franz. Zus.).

(6) PERCIVAL, I. (1926): The morphology and cytology of some hybrids of *Aegilops ovata* L. × wheats. Journ. of Genetics 17, 49—68.

(7) SAX, K. and H. I. (1924): Chromosome behavior in a genus cross. Genetics 9, 454—464.

(8) SCHIEMANN, E. (1928): Chromosomenzahlen in der Gattung *Aegilops*. I. Mitt. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 46, 324—328.

(9) TSCHERMAK, E., u. BLEIER, H. (1926): Über fruchtbare *Aegilops*-Weizenbastarde. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 44, 110—132.

(10) ZHUKOVSKY, P. M. (1928): A critical systematical survey of the species of the genus *Aegilops* L. Bull. appl. Botany 18, Nr. 1, 417—609 (russ. mit engl. Zus.).

Figurenerklärung zu Tafel (I)

Fig. 1.	*Aegilops ovata typica*	Maltepe 4 . . .	2n = 28.
„ 2.	„ „ var. *anatolica*	Angora 11 . .	2n = 14.
„ 3.	„ *triuncialis*	Angora 3 . . .	2n = 28.
„ 4.	„ *triaristata*	Maltepe 6 . . .	2n = 28.
„ 5.	„ „	Weihenstephan .	2n = 42.
„ 6.	„ „ (Anaphase)	Maltepe 10 . .	2n = 42.
„ 7.	„ *biuncialis*	Maltepe 23 . .	2n = 28.
„ 8.	„ „Bastardtyp" (heterotype Anaphase)	Angora 5 . . .	n = 14.
„ 9.	„ „Bastardtyp"	Angora 3 . . .	2n = 28.
„ 10.	„ *cylindrica*	Konia 10 . . .	2n = 28.

Außer Fig. 8 sind alle Mitosen aus Wurzelspitzen.

Vergrößerung wie Tafel IX; gezeichnet mit 2 mm-Apochromat und Compens-Okular 18 und entsprechend verkleinert.

Die Figuren der übrigen Tafeln sind im Text erklärt; die Nummern schließen an Tafel IX (I. Mitt.) an.

(8.) H. Gams: Der russische Botanikerkongreß 1928 und der Stand der pflanzengeographischen Erforschung Rußlands.

(Vorgetragen auf der Generalversammlung der Deutschen Botanischen Gesellschaft in Bonn am 1. Juni 1928.)

Der Vortragende möchte auf Grund der Erfahrungen, die er als einziger mitteleuropäischer Teilnehmer des letzten russischen Botanikerkongresses gewonnen hat, die Frage beantworten, ob die rasche Zunahme der russischen botanischen Publikationen, namentlich auch in deutschen Zeitschriften, einem tatsächlichen Aufschwung der botanischen Forschung in Rußland entspricht, und in welcher Richtung sich dieser bewegt.

Die letzte Vorkriegstagung der russischen Botaniker fand 1913 noch im Rahmen der Russischen Naturforschenden Gesellschaft statt. Der I. Allrussische Botanikerkongreß hat noch im Notjahr 1921 in Petersburg etwas mehr Botaniker vereinigt als die Münchener Jahresversammlung unserer Gesellschaft im gleichen Jahr. Der II. Kongreß tagte vor 3 Jahren in Moskau und zählte mehr als 5mal so viel Teilnehmer als die vorangegangene Versammlung unserer Gesellschaft. Der Tagungsbericht enthält 169 Vortragsauszüge. Der III. Kongreß im Januar dieses Jahres hat in Petersburg 925, d. h. fast 4mal so viel Botaniker vereinigt als die gut-

besuchte Braunschweiger Tagung und ungefähr ebensoviele wie der internationale Botanikerkongreß in Ithaka 1926. Der nächste russische Botanikerkongreß, in Kiew 1930, wird vielleicht schon in mehrere Kongresse zerlegt werden müssen.

In diesem Jahre sind an 9 Wintertagen in allgemeinen Versammlungen und in 8 Sektionen gegen 400 Vorträge gehalten worden. Ein vollständiges Bild von der geleisteten Arbeit kann ich schon deswegen nicht geben, weil ich nur etwa 55 Vorträge anhören konnte, stehe aber Interessenten gern mit Auskünften über ihre Spezialgebiete zur Verfügung. Der allgemeine Eindruck des in einfachstem Rahmen und doch festlich und vorzüglich organisierten Kongresses ist der, daß die von den russischen Kollegen in den letzten Jahren geleistete Arbeit nicht nur quantitativ sondern auch qualitativ ganz hervorragend ist, und daß wir von ihnen außerordentlich viel lernen können und müssen, wenn wir Schritt halten wollen. Ich muß offen gestehen, daß ich noch nirgends herzlicher aufgenommen worden bin, mich noch nie in so großer Gesellschaft so wenig gelangweilt habe, und daß sich die sonst schon am 3. oder 4. Tag einstellende „Kongreßmüdigkeit" bei mir erst nach der doppelten Zeit fühlbar gemacht hat. Und das will bei der Fülle des täglich bis gegen Mitternacht gebotenen und bei den Schwierigkeiten der russischen Sprache etwas heißen!

Am stärksten vertreten, sowohl in den Hauptversammlungen wie in den Sektionssitzungen, war die Physiologie. Von den Vorträgen nenne ich nur CHOLODNY über chemische Wachstumsregulatoren, GURWITSCH über mitogenetische Strahlungen, IWANOW über das Licht als ökologischer Faktor, MAXIMOW über Photoperiodismus, Frost- und Dürreresistenz, PRIANISCHNIKOW über den Stickstoffhaushalt und USPENSKY über die Säurepotenz.

Der Zahl der Vorträge und Teilnehmer nach ordnen sich die übrigen Sektionen in folgende Reihe, die für das Interesse der russischen Botanik verglichen mit der mitteleuropäischen außerordentlich lehrreich ist: Den 2. Rang nimmt die Phytosoziologie und Pflanzenökologie unter der Leitung SUKATSCHOWs ein, den 3. die angewandte Botanik unter der Führung IWANOWs (u. a. mit einem grundlegenden Vortrag WAWILOWs über die regionale Variabilität der Kulturpflanzen), den 4. die Systematik und Geographie der höheren Pflanzen unter dem Vorsitz von BUSCH, den 5. Morphologie, Anatomie, Zytologie und Genetik unter dem Vorsitz LEVITSKYs, den 6.—8. die 3 Kryptogamensektionen.

Es würde viel zu weit führen, wollte ich hier die Arbeiten aller Sektionen oder auch nur derjenigen, an denen ich teilnehmen

konnte, aufzählen oder gar besprechen. Manches davon erscheint auch in deutschen Zeitschriften, und Auszüge sämtlicher Vorträge enthält der Tagungsbericht. So beschränke ich mich auf die mir zunächst liegende Vegetationsforschung und die Pflanzengeographie, welche nach der Zahl der Teilnehmer und Vorträge die 2. und 4. Stelle einnehmen.

Die unentbehrlichen Grundlagen der wissenschaftlichen Pflanzengeographie und Vegetationsforschung, welche bei uns immer noch von einigen Leuten sehr mit Unrecht von der „wissenschaftlichen Botanik“ abgesondert werden, bilden die Feststellung des Florenbestandes einerseits und der heutigen und früheren Lebensbedingungen andererseits. Was zunächst die Aufnahme der Flora betrifft, die in Westeuropa immer noch größtenteils der allerdings unwissenschaftlichen Stammtischfloristik überlassen bleibt, so haben der Botanische Garten und das Botanische Museum der Akademie in Petersburg-Leningrad diese Arbeit mit einem sehr großen Stab großenteils vorzüglich geschulter Mitarbeiter in einer Weise organisiert, wie sie wohl bislang kein anderes Land aufzuweisen vermag. Vom Personal des Botanischen Gartens sind Arealkarten des ganzen Riesenstaats für über 200 Gefäßpflanzenarten bereits fertiggestellt und werden ständig ergänzt. Neue, ganz moderne Florenwerke sind im Erscheinen für Nordwestrußland, das untere Wolgagebiet, die Ukraine, die Krim, den Kaukasus, für Sibirien und für Kamtschatka. Von der Flora Sibiriens und des fernen Ostens, welche die Akademie unter der Redaktion von Professor BUSCH herausgibt, sind bisher 4 stattliche Lieferungen erschienen, welche die Rhoeadales, Primulaceen und Ericaceen behandeln, wobei für sämtliche Arten sowohl gute Originalfiguren als auch Verbreitungskarten gegeben werden. Für Kamtschatka erscheinen gleichzeitig und in ähnlichem Umfang 2 Floren, von denen die eine von KOMAROW ebenfalls durch die russische, die andere von HULTÉN, gleichfalls mit Punktkarten für sämtliche Arten, von der schwedischen Akademie herausgegeben wird. Wenn diese Werke abgeschlossen sind, besitzen Sibirien und Kamtschatka modernere Floren als Deutschland und die Alpenländer, für welche wir ja noch immer keine den heutigen pflanzengeographischen Ansprüchen genügende Gesamtflora besitzen.

Von den über 40 Expeditionen, welche die russische Akademie allein im vergangenen Jahr ausgesandt hat und über deren vorläufige Ergebnisse bereits ein gedruckter Bericht vorliegt, hatte etwa ein Fünftel ganz oder teilweise pflanzengeographische Aufgaben. Auch eine ganze Reihe Gouvernements haben ihre pflanzen-

geographische Durchforschung ähnlich organisiert wie es in Deutschland bisher fast nur für den Südwesten geschehen ist. Die pflanzengeographische Sektion der geographischen Arbeitsgemeinschaft allein der Petersburger Studenten zählt nicht weniger als 27 Mitglieder.

Von den Ergebnissen der Vegetationsforschung, Floren- und Vegetationsgeschichte hebe ich die sehr zahlreichen Arbeiten über Wälder, Moore, Wiesen und Steppen und weiter die Erforschung höchst bedeutsamer Pliozän- und Diluvialfloren im oberen Dongebiet durch NIKITIN hervor. Über Fragen der Bewertung und Benennung von Pflanzengesellschaften und der Moorstratigraphie wurden in der am zweitstärksten besuchten Sektion sehr lebhafte Diskussionen geführt. Allein oder vorwiegend für Fragen der Moorforschung waren 3 Sitzungen eingeräumt.

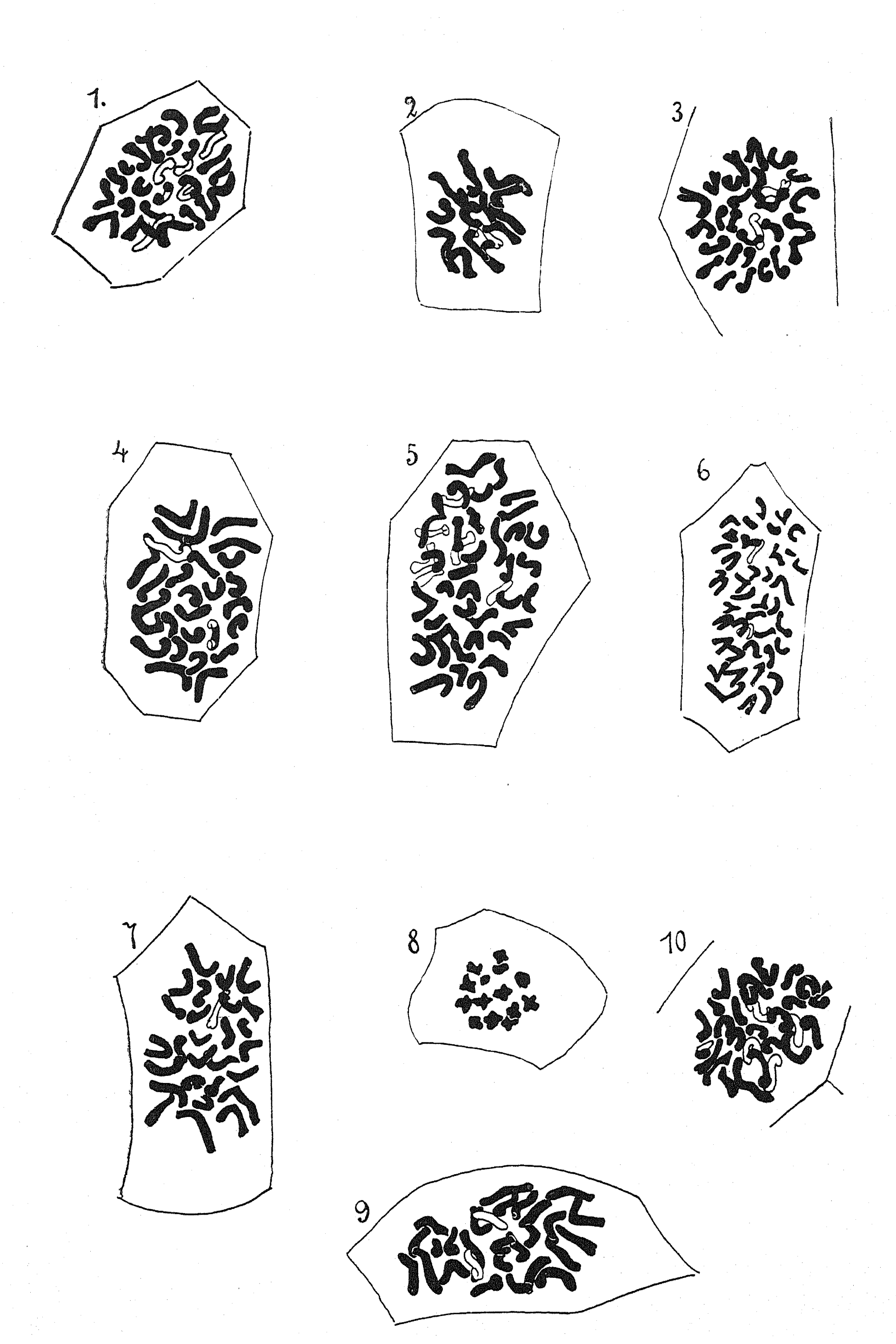
Besonders hervorheben möchte ich etwas, was uns für Deutschland noch fast ganz fehlt, nämlich die große Zahl wirklich guter Vegetationskarten, wie sie in Rußland nicht nur von den genannten Instituten, sondern auch von industriellen Unternehmungen herausgegeben werden, so vom Wolchowkraftwerk über die Wasser- und Auenvegetation des Ilmensees und Wolchowflusses. Detaillierte Vegetationskarten liegen u. a. für Kola, große Teile der Krim, des Kaukasus, des südlichen Ural und Westsibiriens teils im Manuskript, teils bereits gedruckt vor.

Eine neue Vegetationskarte der Erde in 4 Blättern ist im Petersburger Botanischen Garten im Entstehen begriffen und wird, da die bisher vorliegenden teils veraltet sind, teils wegen ihres viel zu kleinen Maßstabes den heutigen Anforderungen nicht mehr genügen, eine große Lücke ausfüllen.

Das großartigste pflanzengeographische Unternehmen aber, um das wir unsere russischen Kollegen nur beneiden können und worin sie selbst die auf diesem Gebiet seit langem tätigen Nordamerikaner übertroffen haben, ist die geobotanische Kartierung des europäischen Rußlands. Diese wurde von einer sehr großen Zahl geschulter Mitarbeiter durchgeführt und ihr Ergebnis wird vom Personal des Petersburger Gartens unter der Leitung KUSNEZOWs im Maßstab 1 : 1 Million einheitlich dargestellt und veröffentlicht. Das erste von den 17 im Manuskript größtenteils fertigen Blättern ist mit der zugehörigen, die wichtigsten Arealgrenzen und Fundorte enthaltenden Auflegkarte zu Neujahr erschienen. Es stellt in sehr geschickter Weise den Uebergang vom Wald- und Moorgebiet der oberen Wolga und Kama zu den Waldsteppen und Steppen von Samara und Ufa dar.

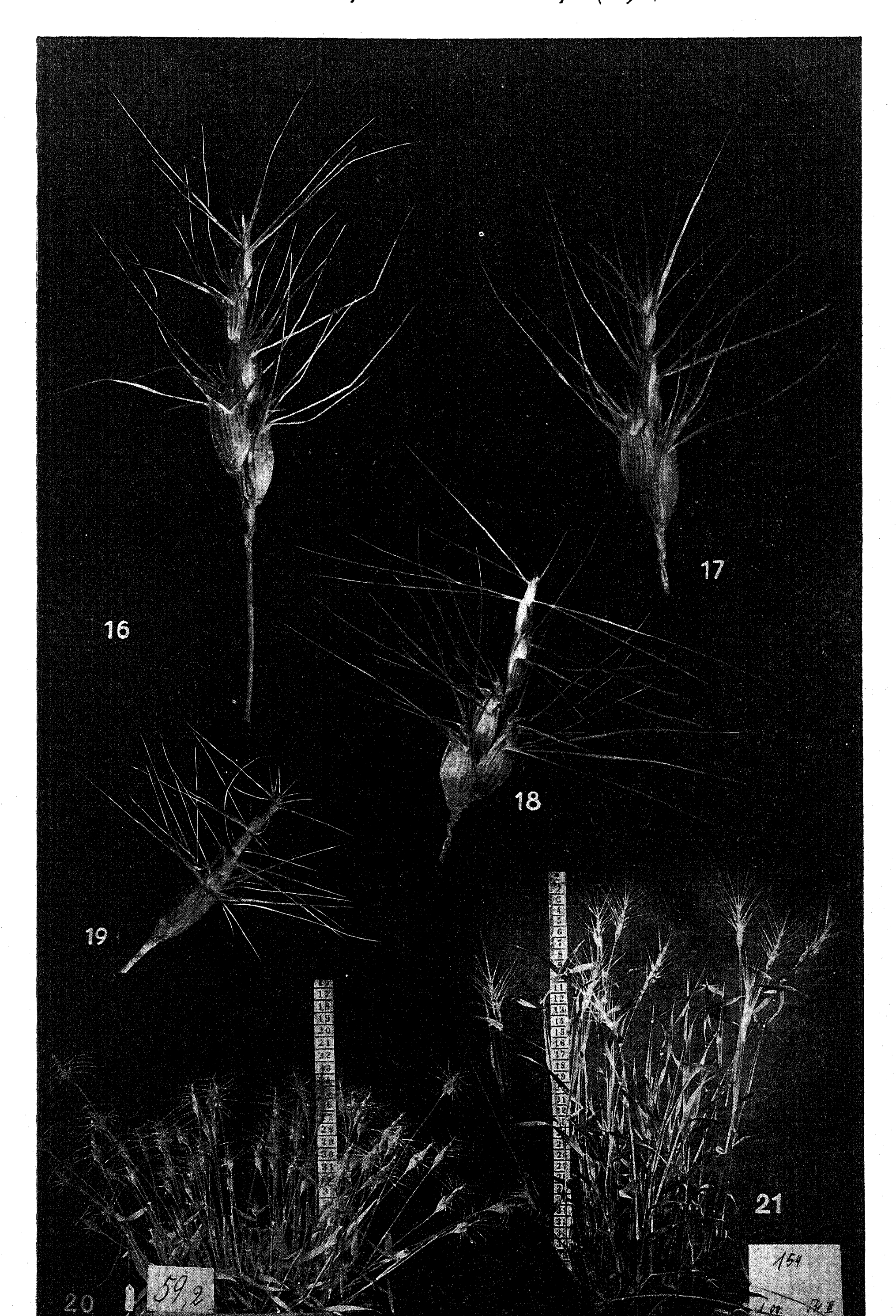
Mit dieser Leistung haben die russischen Pflanzengeographen zweifellos ihre Kollegen in Mittel- und Nordeuropa und in Nordamerika überflügelt. Ich glaube überhaupt nicht zu übertreiben, wenn ich sage, daß heute die Kenntnis der russischen Sprache und Literatur für die mitteleuropäischen Pflanzengeographen wertvoller ist als die der englischen und französischen zusammen.

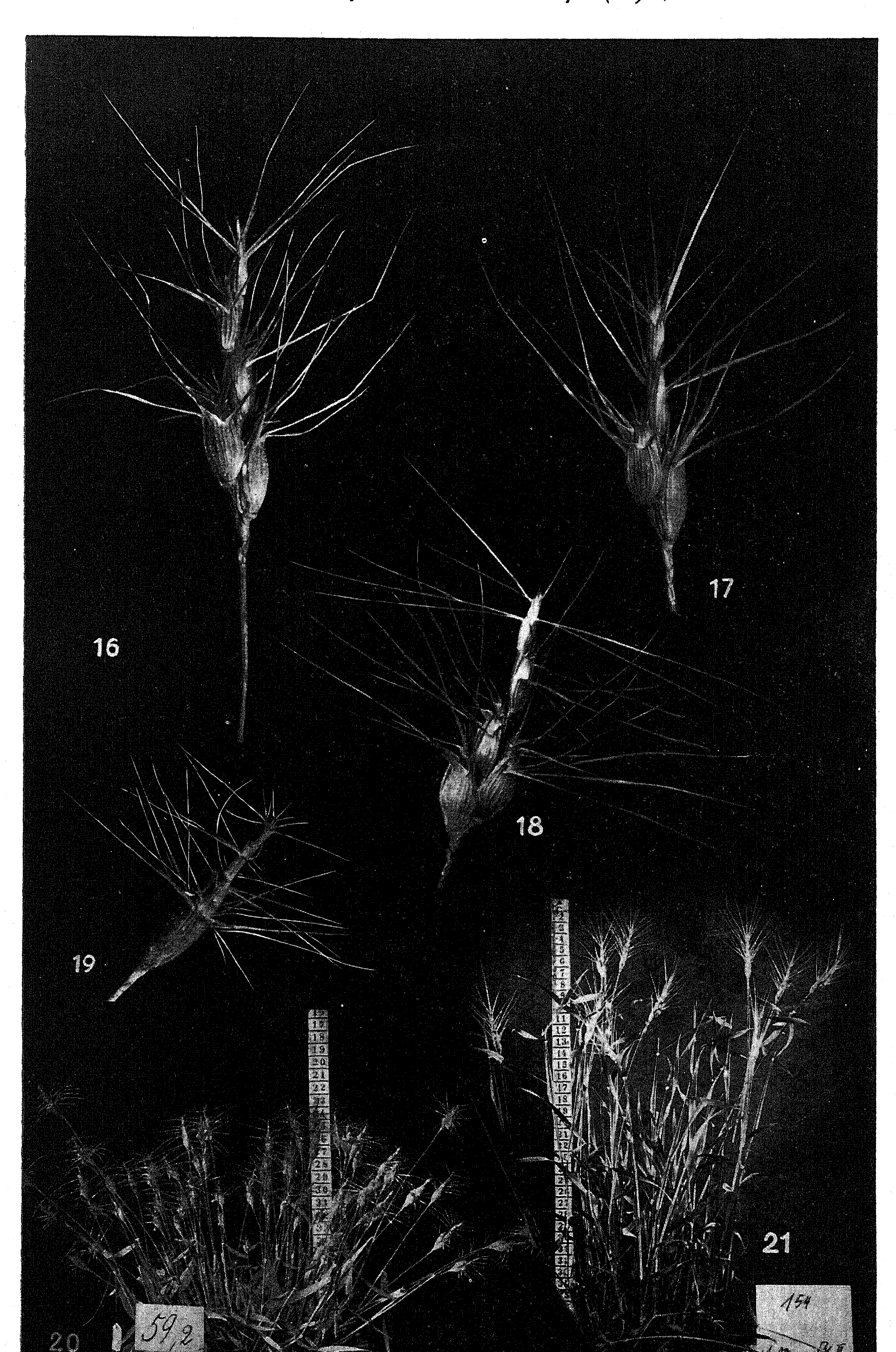
Die pflanzengeographische Kartierung Deutschlands, wie sie das Botanische Museum in Dahlem in dankenswertester Weise begonnen hat, und die von mehreren Instituten in die Wege geleitete der Schweiz leiden unter zu geringer Organisation und staatlicher Unterstützung des mit den Aufnahmen und ihrer Auswertung betrauten Personals, an unrationeller Zersplitterung der Kräfte. Ohne irgendwie blinde Nachahmung aller russischen Methoden, deren Mängel ich sehr wohl kenne und keineswegs verheimlichen möchte, empfehlen zu wollen, kann ich den maßgebenden Institutsvorständen nur dringend raten, sich mit den in vielfacher Beziehung vorbildlichen Arbeiten ihrer russischen Kollegen mehr als bisher bekanntzumachen, und sich zu gleichwertigen Kulturtaten zu vereinigen unter Hintansetzung des nationalen, lokalen und persönlichen Ehrgeizes, welcher auch in Rußland keineswegs unbekannt ist und besonders im Süden sehr unerfreuliche Blüten treibt. Trotzdem die Beschränkung der persönlichen Freiheit, besonders die Erschwerung von Auslandsreisen in Rußland immer noch schwer auch auf der wissenschaftlichen Forschung lastet, glaube ich nicht, daß der mitteleuropäischen Forschung durch engere Beziehungen mit der russischen irgendwelche Gefahren drohen, sondern möchte einen solchen Zusammenschluß im beiderseitigen Interesse angelegentlichst befürworten.

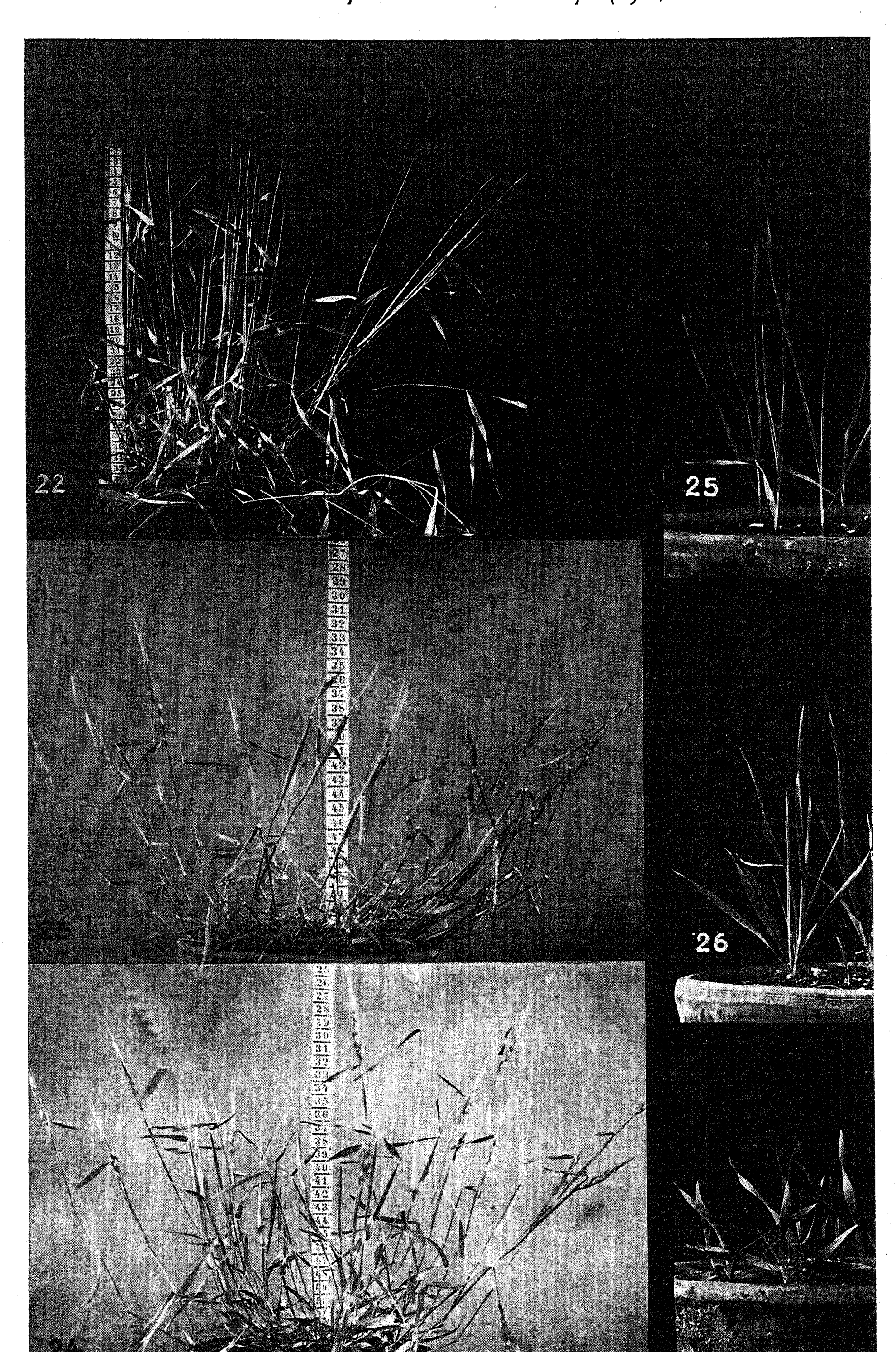

1.
2
3
4
5
6
7
8
10
9

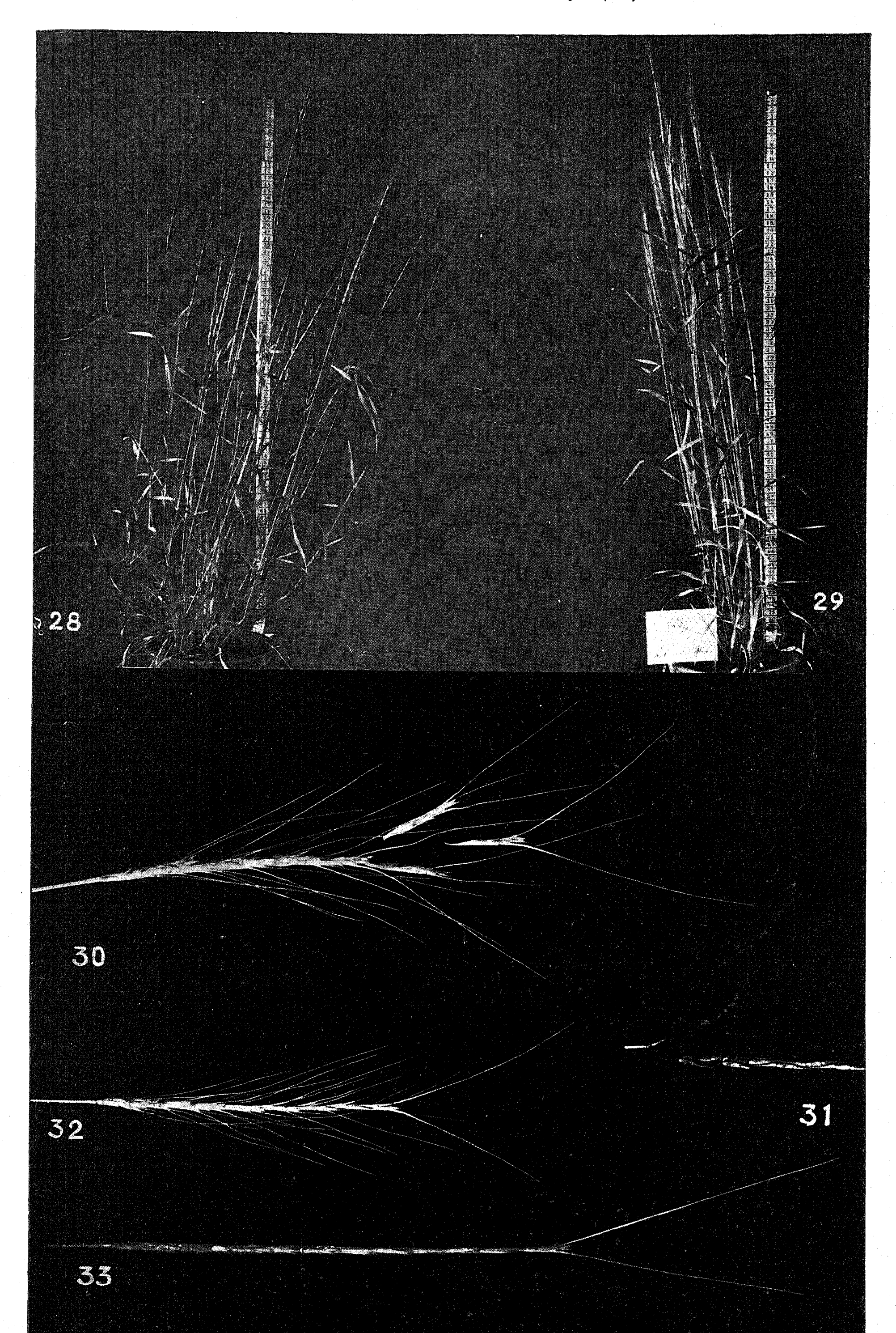

6
9
8
5

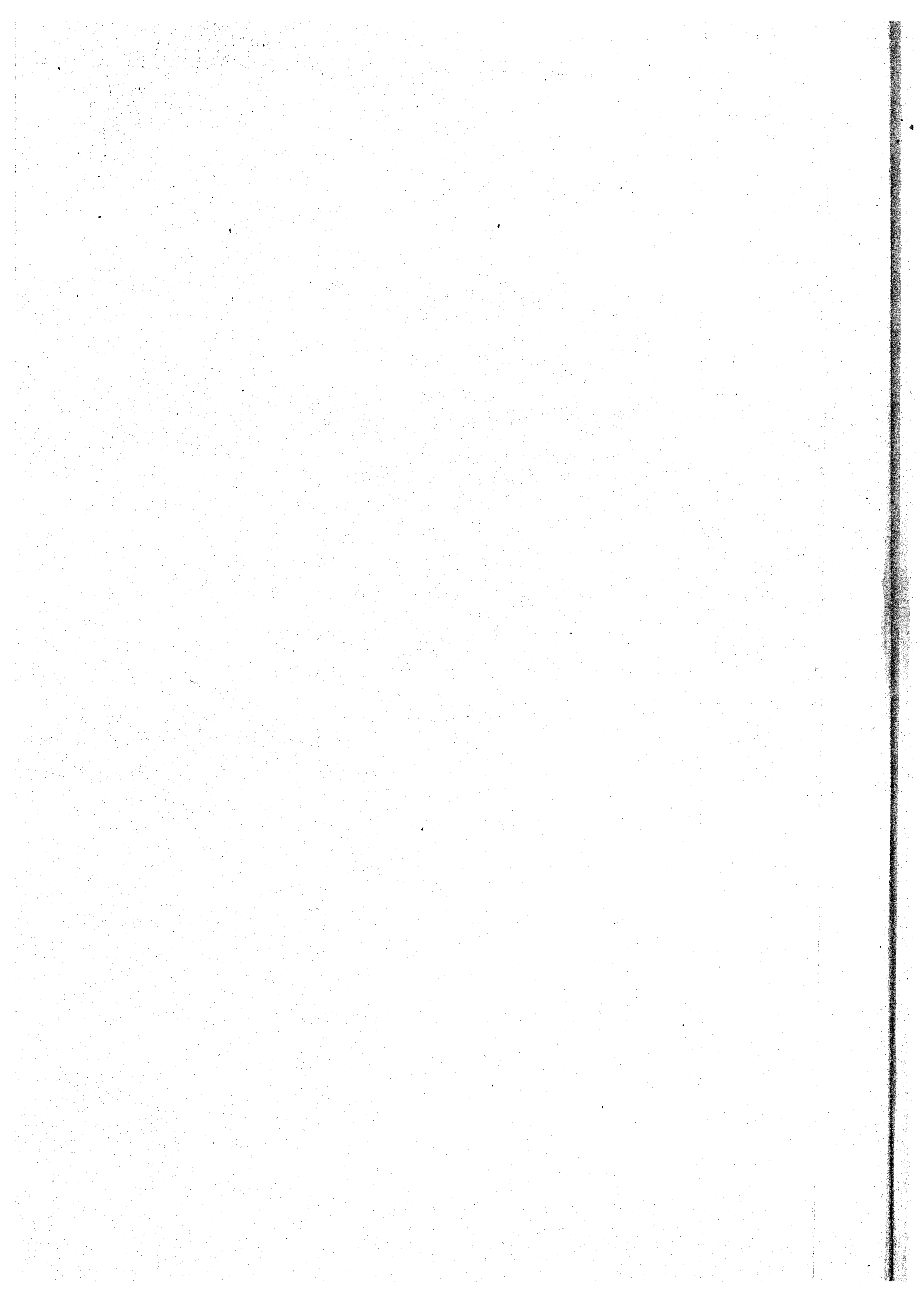

10
11
12
13
14
15


16
17
18
19
20
21


16
17
18
19
20
21
59,2
154


22
25
26


28
29
30
31
32
33



Nachrufe.

Gunnar Andersson.

25. XI. 1865 bis 5. VIII. 1928.

Von

HENRIK HESSELMAN.

(Mit Bildnis im Text.)

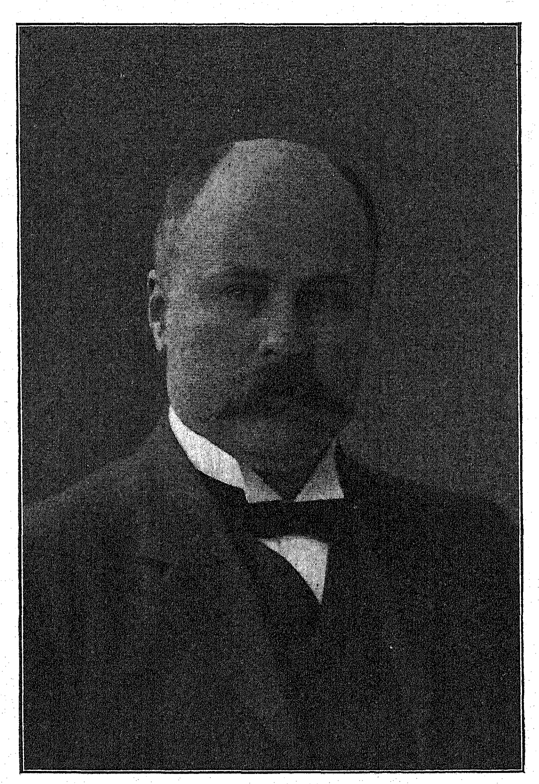
GUNNAR ANDERSSON wurde in Ystad am 25. November 1865 geboren. Sein Vater war Ingenieur, Chef der Ystader Maschinenbauanstalt, und stammte aus alter bäuerlicher Familie, seine Mutter war eine geborene MALMSTRÖM. Er besuchte die damals fünfklassige höhere Lehranstalt in Ystad und danach die Kathedralschule in Lund, wo er 1884 die Reifeprüfung ablegte. Frühzeitig bekundete er Interesse für botanische Forschungen, und die Flora seiner Heimat Schonen war ihm ziemlich wohlbekannt, als er an der Universität Lund unter F. W. C. ARESCHOUGs Leitung Botanik zu studieren begann. Dieser, der Pflanzenanatomie bei A. VON MOHL in Tübingen studiert hatte und 1879 Professor der Botanik an der Universität geworden war, war der erste, der an einer nordischen Hochschule Übungen in dieser Disziplin veranstaltete. An der Universität Lund wuchs unter der Leitung ARESCHOUGs eine Schar junger Pflanzenanatomen heran, von denen viele sich später als hervorragende Forscher einen Namen gemacht haben. GUNNAR ANDERSSONs Doktordissertation behandelt ein pflanzenanatomisches Thema: Studier över den slingrande stammens anatomi, I, Humulus (Studien über die Anatomie des Stammes der Schlingpflanzen), Lund 1892. Diese Arbeit ist indessen mehr als eine Schülerprobe zu betrachten, als daß in ihr ein lebendigeres und tiefergehendes Interesse für diesen Teil der Botanik zum Ausdruck kam. Ein zweiter Teil, wie ihn der Titel zu versprechen schien, ist nie erschienen. Aber die gute pflanzenanatomische Schulung, die GUNNAR ANDERSSON von ARESCHOUG erhielt — seiner eigenen Aussage nach der beste Unterricht, den er an der Universität genossen hat — kam ihm später oftmals wohl zustatten, wenn es die Untersuchung schwerbestimmbarer Fossilien galt.

Lange vor der Doktordisputation hatte jedoch GUNNAR ANDERSSON selbständig den Forschungszweig in Angriff genommen, dem er dann viele seiner besten Mannesjahre widmen sollte, nämlich

die Einwanderungsgeschichte der schwedischen Flora. Möglicherweise ist des jungen Studenten Interesse für diese Fragen durch seinen Lehrer erweckt worden, der in einer Abhandlung von 1866, Bidrag till den skandinaviska vegetationens historia (Beiträge zur Geschichte der skandinavischen Vegetation), in höchst anregender Weise einige hierhergehörige Fragen behandelt hatte. Aber mit Untersuchungen der fossilen Flora der Torfmoore hatte ARESCHOUG sich nicht befaßt. Diesem Forschungszweig wandte sich GUNNAR ANDERSSON offenbar aus eigenem Antrieb zu. Wenn er auf diesem Gebiet einen Lehrer hatte, so dürfte JAPETUS STEENSTRUP genannt werden können, mit dem er schon als junger Student in enge Verbindung trat, und von dessen Forscherpersönlichkeit er eine äußerst fesselnd und fein geschriebene Schilderung in der zur Feier der hundertjährigen Wiederkehr seines Geburtstages erschienenen „Mindeskrift for JAPETUS STEENSTRUP“ gegeben hat. Seine ersten Untersuchungen über die Torfmoore und ihre Zeugnisse zur Einwanderungsgeschichte der Pflanzenwelt in unserem Lande veröffentlichte GUNNAR ANDERSSON bereits 1888, also mehrere Jahre vor dem Abschluß der akademischen Studien, und dann folgten die Abhandlungen ziemlich dicht hintereinander. In seiner Behandlung der Frage mit der starken Betonung der rein floristischen Veränderung der Vegetationszusammensetzung, in dem Maße wie die Vegetation sich entwickelte, schloß er sich zunächst an JAPETUS STEENSTRUP an, aber er war viel besser botanisch geschult als dieser. Dazu kam, daß er mit seinem stark ausgesprochenen Sinn für Untersuchungstechnik in sehr verdienstvoller Weise die Methode der floristischen Analyse des Fossilieninhalts der Torfmoore entwickelte. GUNNAR ANDERSSONs erste Torfmooruntersuchungen zeichnen sich daher durch viele schöne und interessante Funde und eine auffallend sichere Bestimmung der gefundenen Fossilien aus. Es gelang ihm auch, verschiedene Fossilien ihrer Art nach zu bestimmen, die besondere Namen erhalten hatten, da sie mit keinen bekannten lebenden Pflanzen hatten identifiziert werden können, und von denen man vermutet hatte, daß sie ausgestorbenen Arten oder sogar ausgestorbenen Gattungen angehörten. Er zeigte so bereits 1891, daß die Samen, die unter dem Namen *Sclerocarpus* beschrieben worden waren, *Najas marina* angehörten, und durch eine genaue anatomische Untersuchung konnte er später den Nachweis führen, daß die Samen, die bis dahin unter dem Namen *Cratopleura* gegangen waren, der noch in Nordamerika lebenden Nymphaeacee *Brasenia purpurea* angehörten.

Aber GUNNAR ANDERSSON begnügte sich nicht damit, nur einzelne, wenn auch noch so wichtige Fundstätten zu untersuchen

und aus ihrem Fossilieninhalt Schlüsse betreffs der Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt zu ziehen. Ziemlich bald wandte er sich einer größeren Aufgabe zu, nämlich der, eine mehr übersichtliche Darstellung von seinen eigenen und den Untersuchungen anderer Forscher zu geben, und 1896 erschien die erste Auflage



Gunnar Andersson

seiner Arbeit: „Svenska växtvärldens historia, i korthet framställd“ („Geschichte der schwedischen Pflanzenwelt, in kurzer Darstellung“). Diese Arbeit ist typisch für ihren Verfasser. Die Darstellung ist klar und übersichtlich und der Form nach mustergültig, das für seine Zeit vortreffliche Illustrationsmaterial ist gut in den Text hineingearbeitet, das Kartenmaterial ist vorzüglich und außerordentlich instruktiv. Die Arbeit, die zuerst der Kgl. Gesellschaft der Wissenschaften in Göteborg auf Grund der von ihr gestellten Preis-

aufgabe „Den skandinaviska vegetationens historia“ eingereicht wurde, brachte dem Verfasser die goldene Medaille der Gesellschaft ein und wurde im ganzen sehr günstig von der wissenschaftlichen Welt aufgenommen. F. R. KJELLMAN schließt seine Besprechung der Arbeit in „Nordisk tidskrift“, nachdem er erwähnt hat, daß sie mit der genannten goldenen Medaille belohnt worden, mit folgender Bemerkung: „Gleichzeitig damit, daß ich den Verfasser zu dieser Auszeichnung beglückwünsche, erlaube ich mir als meine Ansicht auszusprechen, daß er sich derselben sehr wohl verdient gemacht hat. Ich glaube auch sicher annehmen zu können, daß dieser mein Gedanke von einem jeden geteilt werden wird, der sich mit seiner ausnehmend schönen, der schwedischen Naturforschung zu hoher Ehre gereichenden Arbeit vertraut gemacht hat, zu der die Literatur keines Landes ein Gegenstück aufzuweisen hat.“

Eine zweite, etwas vermehrte Auflage erschien noch im selben Jahre, und eine deutsche Übersetzung wurde in ENGLERs botanische Jahrbücher aufgenommen. Bis heute ist diese Arbeit GUNNAR ANDERSSONs die beste zusammenfassende und übersichtliche Darstellung, die wir auf einem Gebiete besitzen, das mit solchem Eifer und so unbestreitbarem Erfolge von schwedischen Naturforschern bearbeitet worden ist. Sicher ist, daß GUNNAR ANDERSSON der schwedischen Naturforschung mit dieser Arbeit einen guten Dienst erwies; er sprach in späteren Jahren oft davon, eine neue Auflage herauszugeben, die die inzwischen hinzugekommenen neuen Resultate und Gesichtspunkte mitberücksichtigen sollte, aber seine von vielerlei Aufgaben beanspruchte Zeit reichte dazu nicht aus.

Im Sommer 1894 dehnte GUNNAR ANDERSSON seine Torfmooruntersuchungen auf Finnland aus, welches Land er sieben Wochen lang bereiste. Gegen dreißig Torfmoore wurden untersucht und viele interessante Funde gemacht. Die Ergebnisse wurden in einer Abhandlung „Studier öfver Finlands torfmossar och fossila kvartärflora“, gedruckt 1898 im Bulletin de la Commission géologique de Finlande, vorgelegt. In dieser Arbeit liefert er einen Bericht über die fossilführenden Bodenarten in Finnland und den Bau der Torfmoore, gibt eine vollständige Übersicht über die fossile Quartärflora des Landes und schließt mit einem auf die Fossilienfunde gegründeten Bericht über die Einwanderungsgeschichte der Pflanzenwelt. An nicht weniger als vier Fundorten gelang es ihm, fossile Früchte der in Finnland ausgestorbenen *Trapa natans* zu finden; die finnländischen waren die nördlichsten damals bekannten Fundorte, und die bemerkenswerten Funde gaben zu fortgesetzten resultatreichen Untersuchungen sowohl in Schweden als auch in Finnland Anlaß.

Schon in seiner Arbeit „Svenska växtvärldens historia“ hatte er, ausgehend von HEDSTRÖMs schönen Funden von fossiler Hasel auf der Insel Sollerön im See Siljan und an anderen Stellen nördlich der jetzigen Nordgrenze der Art, die Temperatursenkung zu berechnen versucht, die den Rückgang dieser Art verursacht hat. Diese Frage nahm er nach einigen Jahren zu erneuter Behandlung auf. Da fossile Haselnüsse leicht die Aufmerksamkeit auf sich ziehen, wenn sie beim Grabenausheben oder Torfstechen in den Torfmooren angetroffen werden, ließ er durch die Ortszeitungen im südlichen und mittleren Norrland kurze Notizen über die Bedeutung derartiger Haselfunde verbreiten, zugleich mit der Bitte, ihm solche mitzuteilen. Das Resultat war überraschend gut. Zahlreiche Mitteilungen über Haselfunde liefen ein, und als er im Sommer 1900 in Norrland umherreiste, um die Fundorte näher zu studieren, begegnete ihm ständig die Frage, ob er es sei, der Haselnüsse suche. Seine Forschungen und Reisen fanden ihren Niederschlag in der großen Arbeit „Hasseln i Sverige fordom och nu“ („Die Hasel in Schweden einst und jetzt“), 1902 erschienen, die neben „Svenska växtvärldens historia“ als sein wichtigstes pflanzengeographisches Werk zu bezeichnen sein dürfte. Aus dem Gebiet nördlich der gegenwärtigen Nordgrenze der Hasel in Schweden werden nicht weniger als 224 Fundstellen für fossile Hasel beschrieben, die zum größeren Teil durch Vermittlung der Zeitungen entdeckt worden waren. Es zeigt sich, daß zwischen der ehemaligen, bis hinauf nach Bjurholm in Västerbotten sich erstreckenden Nordgrenze und der jetzigen, die durch Wärmland, Wästmanland, Süddalarna und Südgestrikland geht, die Hasel ziemlich allgemein verbreitet gewesen ist. Vor allem ist sie gewöhnlich gewesen in den Flußtälern und auf anderen, klimatisch begünstigten Plätzen. Zwischen der ehemaligen und der gegenwärtigen Grenze tritt die Hasel als Relikt an einer geringeren Anzahl klimatisch begünstigter Standorte auf. Dieses große Beobachtungsmaterial dürfte eines der schönsten und reichsten sein, das gesammelt worden ist, um die frühere und jetzige Ausbreitung einer Pflanze zu beleuchten, und dieses Material benutzt er nun zur weiteren Beleuchtung der Frage nach der Klimaänderung, die den Rückgang der Hasel verursacht und die sicherlich auf vielerlei andere Weise die Entwicklungsgeschichte der Vegetation in unserem Lande beeinflußt hat. Der Gedanke ist zwar nicht neu, schon 1893 hatte HERMAN HEDSTRÖM einen derartigen Versuch gemacht, aber er wird nun auf der Grundlage eines sehr stattlichen Materials und unter Benutzung der besten zugänglichen meteorologischen Angaben durchgeführt. Auf Grund von

Temperaturbeobachtungen an der ehemaligen und der gegenwärtigen Nordgrenze der Hasel berechnet GUNNAR ANDERSSON den Betrag der Temperatursenkung zu ca. 2,4° C. Ob diese Ziffer sich behaupten wird, muß wohl die Zukunft erweisen. Die Berechnung ist unter der Voraussetzung geschehen, daß der Klimatypus derselbe wie jetzt gewesen ist. Haben dagegen Verschiebungen stattgefunden zwischen dem Klima mehr atlantischen Gepräges, das das westliche Skandinavien kennzeichnet, und dem mehr kontinentalen, das in seinem östlichen Teil vorherrscht, so wird es schwieriger, in Ziffern den Betrag der Temperaturänderung zu fixieren, da das Wärmebedürfnis der Pflanze bei verschiedenen Klimatypen sich nicht durch Durchschnittszahlen ausdrücken läßt. Es sei, wie es wolle, sicher ist, daß dieser Versuch GUNNAR ANDERSSONs, der Klimaverschlechterung in postglazialer Zeit einen ziffernmäßigen Ausdruck zu geben, einen außerordentlich wichtigen Versuch darstellt, eine für die Naturgeschichte des ganzen Nordens bedeutungsvolle Frage zu lösen.

Es ist hier nicht der Ort, über sämtliche Arbeiten GUNNAR ANDERSSONs zu berichten, die auf Grund von Fossiluntersuchungen die Entwicklungsgeschichte der schwedischen Vegetation behandeln. Die obengenannten sind die wichtigsten, und der Interessierte sei im übrigen auf das Schriftenverzeichnis verwiesen. Eine Seite dieser Forschung kann aber hier nicht unberührt gelassen werden, nämlich seine Auseinandersetzungen mit der BLYTT-SERNANDERschen Hypothese von abwechselnd feuchten und trockenen Perioden nach dem Ende der Eiszeit, welche dieser Auffassung gemäß bestimmend auf die Einwanderung der skandinavischen Vegetation gewirkt haben. Ich will hier versuchen, über das Prinzipielle bei diesem Streit zu berichten, obwohl zugegeben werden muß, daß er zeitlich noch so nahe liegt, daß es schwer ist, die richtige Perspektive zu gewinnen. Für GUNNAR ANDERSSON war die floristische Analyse des Fossilieninhalts der Torfmoore die Hauptsache; insofern diese von Klimaveränderungen Zeugnis ablegten, suchte er Art und Natur derselben zu erforschen. SERNANDER sieht in den Torfablagerungen vor allem die Resultate der Entwicklung und des gegenseitigen Kampfes verschiedener torfbildender Pflanzenassoziationen, eines Kampfes, der in hohem Grade durch das Klima und seine Veränderungen geregelt wird. GUNNAR ANDERSSON war in gewissem Grade ein Schüler von JAPETUS STEENSTRUP, SERNANDER war durch RAGNAR HULT in Finnland in die damals neue Pflanzenassoziationslehre eingeführt worden, hatte mit Enthusiasmus seine Studien über die Entwicklung der Pflanzenassoziationen aufgenommen

und sich der Hauptsache nach an BLYTTs bekannte Theorie von abwechselnd feuchten und trockenen Perioden angeschlossen. Für SERNANDER war es natürlich, ein Lager mit Kiefernstubben in einem Torfmoor als einen Beweis für eine trocknere Periode aufzufassen, für GUNNAR ANDERSSON war ein solches Lager mehr eine Phase in der Entwicklung des speziellen Moors, die auf vielen, mehr oder weniger lokalen und zufälligen Ursachen ohne größere, allgemeine Bedeutung beruhen konnte. Als die schwedische Naturforschung dem großen Geologenkongreß in Stockholm 1910 die Resultate der Untersuchungen über die Klimaentwicklung nach der Eiszeit vorlegen sollte, nahmen daher die beiden Forscher gegeneinander einen ziemlich unversöhnlichen non possumus-Standpunkt ein. Die Forschung ist später großenteils von jüngeren Kräften übernommen worden, die mit neuen Hilfsmitteln und verbesserter Technik weitergearbeitet haben. Die seitherige Entwicklung scheint indessen ein salomonisches Urteil zwischen den streitenden Forschern fällen zu wollen. Einerseits häufen sich mehr und mehr die Beweise dafür, daß der BLYTT-SERNANDERschen subborealen Zeit eine Periode mit einem trockenen Klima entspricht, das seine Spuren in der Entwicklung der Moore hinterlassen und großen Einfluß auf die Geschichte unserer Vegetation gehabt hat, andererseits spricht vieles dafür, daß GUNNAR ANDERSSONs Ansicht betreffs der Zeit des postglazialen Wärmeoptimums sich als richtig erweisen wird. GUNNAR ANDERSSON wollte nämlich diese Zeit weiter zurückverlegen als SERNANDER.

1898 nahm GUNNAR ANDERSSON als Botaniker an einer von NATHORST geleiteten Expedition nach Spitzbergen und König-Karls-Land teil. Seine Interessen wendeten sich dabei den Problemen zu, die die Lebensbedingungen der arktischen Vegetation betreffen, er stellte seine Beobachtungen und die gewonnenen Erfahrungen in einigen mehr allgemein gehaltenen Abhandlungen zusammen und trat auch für die Errichtung einer schwedischen arktischen biologischen Station an der Adventbai auf Spitzbergen ein. Einige Zeit arbeitete er recht eifrig hierfür, aber aus mehreren Gründen mußten die Pläne aufgegeben werden.

Schon 1891 war GUNNAR ANDERSSON von Lund nach Stockholm übergesiedelt, wo er als Amanuensis an der von A. G. NATHORST geleiteten pflanzenpaläontologischen Abteilung des Reichsmuseums Anstellung erhielt. Das Gehalt war ja äußerst bescheiden, seine Stellung aber erlaubte ihm doch, an wissenschaftlichen Untersuchungen zu arbeiten. Nachdem er dieses Amanuensisamt 1898 aufgegeben, wurde er im Juni 1902 Botaniker an der Forstlichen

Versuchsanstalt Schwedens und 1906 Lektor der Botanik am Forstinstitut, sowie schließlich 1909 Professor der Wirtschaftsgeographie an der Handelshochschule in Stockholm. Man kann in gewissem Sinne sagen, daß mit dem Jahre 1902 eine neue Epoche im Leben GUNNAR ANDERSSONs beginnt. Bei seiner umfassenden Begabung hatte er stets ein lebhaftes Interesse für praktische Fragen gehegt, einige seiner allerersten Abhandlungen aus seiner Studentenzeit behandeln Fragen wie: Könnten nicht unsere gezüchteten ausländischen Schlingpflanzen durch einheimische ersetzt werden?, Champignonzucht, Die gegenwärtige Stellung unseres Gartenbaus u. a. m. Als GUNNAR ANDERSSON daher endgültig dazu überging, derartige wissenschaftliche Fragen zu bearbeiten, folgte er in gewissem Sinne nur den Neigungen seiner Jugend.

Aber auch als GUNNAR ANDERSSON in überwiegenderem Grade sich praktisch-wissenschaftlicher Forschung widmete, gab er doch keineswegs seine rein wissenschaftlichen Interessen auf. So lieferte er für den Internationalen Botanikerkongreß in Wien 1905 einen Bericht über die Einwanderungsgeschichte der skandinavischen Vegetation, und an den Vorbereitungen sowohl für den Geologenkongreß wie für die Agrogeologenkonferenz in Stockholm 1910 nahm er eifrig teil. Was den ersteren betrifft, so verfaßte er für denselben den obenerwähnten Bericht über seine Untersuchungen zur Einwanderungsgeschichte der skandinavischen Vegetation, lieferte mehrere Beiträge zu der Enquête über die Veränderungen des Klimas nach der Eiszeit, die von dem Exekutivkomitee des Kongresses herausgegeben wurde, und gab schließlich eine zusammenfassende Übersicht über sämtliche Beiträge zu dieser Enquête. Er war der Vorsitzende der Agrogeologenkonferenz, hielt auf der Konferenz einen Vortrag über schwedische Bodenarten, leitete zusammen mit dem Sekretär die für die fremden Konferenzteilnehmer veranstaltete Exkursion durch das Land und redigierte gleichfalls in Gemeinschaft mit dem Sekretär die Verhandlungen der Konferenz.

Viele Jahre hindurch war GUNNAR ANDERSSON Sekretär der Botanischen Gesellschaft in Stockholm. Als solcher kam er in engen Kontakt mit den geschickten, interessierten und kundigen Amateurbotanikern, die die Kerntruppe der genannten Gesellschaft bilden. Er sah, welche Menge wichtiger und interessanter Beobachtungen diese machten, aber auch, daß die meisten ihrer Beobachtungen der Wissenschaft nicht zunutze kamen. So arbeitete er denn den Plan zu einem Werke über die Pflanzen der Stockholmer Gegend aus, das sowohl die Angaben, die in der Literatur vorlagen, als auch die Beobachtungen, die die Stockholmer Botaniker betreffs

der Flora der heimatlichen Gegend gemacht hatten, zu einem Ganzen vereinigen sollte. Der erste Plan war 1902 aufgestellt, aber es nahm 12 Jahre in Anspruch, ehe die Arbeit fertig vorlag. Viele freiwillige und interessierte Kräfte waren es, die uneigennützig Zeit und Mühe opferten, um das Werk so gut und so vollständig wie möglich zu machen, die ganze Zeit hindurch war aber GUNNAR ANDERSSON derjenige, der das Ganze zusammenhielt, ermunternd, antreibend und, wenn er konnte, selbst an der Arbeit teilnehmend. Der Tag, an dem die Arbeit fertig vorlag, war ein Festtag in der Botanischen Gesellschaft. Nur wer selbst sich mit ähnlichen Arbeiten beschäftigt hat, kann recht verstehen, wieviel Mühe ein derartiges Werk erfordert. „Stockholmstraktens växter" („Die Pflanzen der Stockholmer Gegend") gehört nun zu den vollständigsten und genauesten Verzeichnissen, die wir über die Vegetation eines größeren Gebietes besitzen. Die Arbeit hat kräftig anregend auf diejenige Detailforschung über die Flora unseres Landes gewirkt, die eine notwendige Voraussetzung ist, um wichtige verbreitungsgeographische Probleme lösen zu können.

GUNNAR ANDERSSON besaß gleich seinem Bruder SELIM BIRGER, dem bekannten und geschätzten Amateurbotaniker, in hohem Grade die Eigenschaft, während einer längeren Zeit konsequent und beharrlich Detailangaben und Detailbeobachtungen sammeln zu können, um dann diese zu einem Ganzen zusammenzustellen und damit wichtige wissenschaftliche Fragen zu beleuchten. Die Frucht einer solchen Arbeit ist „Den norrländska florans geografiska fördelning och invandringshistoria" (Die geographische Verteilung und Einwanderungsgeschichte der norrländischen Flora"). Gelegentlich ihrer Reise in Norrland 1900 hatten die beiden Brüder besonders sich für die Flora interessiert, die sich an den klimatisch begünstigten Stellen in Norrland, die die sog. Südberge darstellen, findet. Unter diesen letzteren versteht man die steil abfallenden Berge mit überwiegend südlicher Exposition und mit einer Ansammlung von Blöcken und anderem Verwitterungsmaterial am Fuße des Berges, die oft einen charakteristischen Einschlag in der norrländischen Topographie ausmachen. Auf dem Schuttboden am Fuße des Bergabhangs, besonders wenn Wasser in genügender Menge vorhanden ist, findet man oft eine reiche Flora mit überwiegend südlicher Verbreitung, wie Ulme, *Hepatica triloba*, *Anemone nemorosa*, *Asperula odorata*, *Corydalis intermedia*, *Fragaria vesca*, *Stachys silvaticus* usw. Weit oben in dem norrländischen Waldlande mit seiner im großen und ganzen sehr einförmigen Vegetation bilden diese Südberge oft Oasen mit einer üppigen, aus für die Gegend sonst ungewöhnlichen oder

ihr fremden Pflanzen zusammengesetzten Vegetation. Durch etwa 40 verschiedene Verbreitungskarten wird in äußerst lehrreicher und klarer Weise der südschwedische Einschlag in der Vegetation Norrlands illustriert, und im Text werden eingehend die Probleme behandelt, die mit der Ausbreitung und Einwanderungsgeschichte dieser Flora verknüpft sind.

Das Bild GUNNAR ANDERSSONs als Botaniker und Pflanzengeograph würde unvollständig sein, wollte man seine Tätigkeit auf dem forstlichen Gebiet unberücksichtigt lassen. Die verhältnismäßig kurze Zeit, 1902—1906 als Botaniker an der Forstlichen Versuchsanstalt und 1906—1909 als Lektor am Forstinstitut, die er direkt diesem Gebiet widmete, wurde in ziemlich großer Ausdehnung in Anspruch genommen durch administrative Arbeiten, Ausarbeitung von Vorlesungen usw., so daß es für bedeutendere Arbeiten auf diesem Felde an Zeit gebrach. Seine Fähigkeit, Sachen im großen zu sehen, und seine praktisch-geographische Veranlagung kamen ihm indessen gut zu statten, als es galt, die Schutzwaldgrenzen in den Hochgebirgsgegenden Jämtlands und Härjedalens zu bestimmen. Als Mitglied der Kommission, die zu diesem Zwecke eingesetzt wurde, hatte er großen Einfluß auf die Behandlung der Angelegenheit, und ihm dürfte das Hauptverdienst dafür zukommen, daß der Vorschlag eine einfache und praktisch anwendbare Form erhielt. Den größten Dienst hat er dem Forstwesen jedoch wohl dadurch erwiesen, daß er stets die Wichtigkeit der naturwissenschaftlichen Forschung für die Entwicklung der Waldpflege betonte. Als Mitglied der Kommission, die 1906 zur Regelung des höheren Forstunterrichts ernannt wurde, und seit 1912 als Mitglied der Direktion der Forsthochschule und der Forstlichen Versuchsanstalt vertrat er tatkräftig das Interesse der Wissenschaft und hat dadurch einen großen Einfluß auf die Entwicklung dieser Institute ausgeübt.

Aber GUNNAR ANDERSSON war nicht bloß Botaniker und Pflanzengeograph, sondern auch ein vielseitig tätiger und für Fragen mannigfacher Art interessierter Mann. Dieser Zug bei ihm gab sich schon während der ersten Jahre seiner Tätigkeit in Stockholm kund, trat aber im Laufe der Zeit mehr und mehr hervor. Er war noch nicht lange in Stockholm, so wurde er zum Mitglied der Schwedischen Gesellschaft für Anthropologie und Geographie gewählt und kam dadurch in enge Berührung mit den führenden Männern der Hauptstadt auf dem Gebiete der geographischen und anthropologischen Forschung, wie A. E. NORDENSKIÖLD, GUSTAF RETZIUS, E. W. DAHLGREN, GERARD DE GEER, A. E. TÖRNEBOHM, OSCAR MONTELIUS, HANS HILDEBRAND u. a. Reich an Initiative

und praktisch tüchtig wie er war, gewann er bald das Vertrauen dieser Gelehrten. Er wurde 1895 Sekretär der Geographischen Gesellschaft und 1899 Redakteur der Zeitschrift derselben „Ymer". Für die Gesellschaft brachte GUNNAR ANDERSSONs Übernahme dieser Ämter eine rasche und schöne Entwicklung mit sich. Die Mitgliederanzahl stieg rasch von 484 im Jahre 1896 auf 953 zehn Jahre später, um 1913 die Zahl Tausend zu erreichen, um die herum sie sich seitdem gehalten hat. Ymer entwickelte er zu einer gutgeschriebenen, gleichzeitig im besten Sinne des Wortes populären und wissenschaftlichen Zeitschrift, die eine sehr große Rolle für die Verbreitung der naturwissenschaftlichen Allgemeinbildung in unserem Lande gespielt hat. In der Gesellschaft bildete er bald den Mittelpunkt, mit wachem Blick verfolgte er, was auf dem Gebiet der Geographie sich zutrug, und verstand es stets, gute Verbindungen zwischen der Gesellschaft und den Spitzen der geographischen Wissenschaft zu knüpfen. Als er nach 25 Jahren den Sekretärposten niederlegte, konnte er auf eine wohlverrichtete Arbeit und auf eine bedeutungsvolle Epoche in der Geschichte der Gesellschaft zurückblicken; als Anerkennung seiner Leistungen wurde ihm auch die WAHLBERG-Medaille in Gold verliehen. Das Amt des Redakteurs verwaltete er jedoch noch bis zu seinem Tode.

Durch seine Tätigkeit in der Geographischen Gesellschaft wurde er mehr und mehr zur Geographie hinübergezogen. Seine geologische Ausbildung hatte er in Lund unter Professor LUNDGRENs Leitung erhalten, und er begann sich nun mit rein geologisch-geographischen Problemen zu beschäftigen, so in den Abhandlungen „Om den centraljämtska issjön" („Über den zentraljämtländischen Eissee") und „Mälardalens geografi I" („Die Geographie des Mälartals"), in denen er auf Grund der Entwicklungsgeschichte die hervortretendsten Züge des Landschaftsbildes zu deuten versucht. Aber GUNNAR ANDERSSON hatte außer für rein naturhistorische Fragen einen stark ausgeprägten Sinn für die ökonomischen Probleme. Eine geordnete Ökonomie bildete seiner Überzeugung nach die Grundlage für das Gefühl der Sicherheit sowohl bei dem einzelnen Individuum wie bei der Nation, und die ökonomischen Fragen nehmen mit der Zeit einen immer größeren Platz in seiner geographisch-schriftstellerischen Tätigkeit ein. In „Timmertransporten på de svenska vattendragen och dess geografiska förutsättningar" („Der Holztransport auf den schwedischen Gewässern und seine geographischen Voraussetzungen") behandelt er in glücklicher Weise eine der wichtigsten Voraussetzungen für unseren Waldbau und unsere auf Holzwaren gegründeten Industrien, und in „Vårt dagliga

bröd. Näringsväxterna i världsproduktionen" („Unser täglich Brot. Die Nährpflanzen in der Weltproduktion") stellt er in großen Zügen gewisse Richtlinien für unsere Volksversorgung auf. Liest man jetzt diese Arbeit durch, die ihrerzeit großes Aufsehen erregte und in drei Auflagen erschien, auch ins Dänische und Finnische übersetzt wurde, so kann man nicht umhin, zu bemerken, daß sie unter dem Zwange des Weltkrieges und unter dem Eindruck der Ernährungsprobleme, die dieser mit sich brachte, geschrieben ist. Sie enthält indessen klare Übersichten über die Voraussetzungen verschiedener Länder, pflanzliche Nährstoffe zu produzieren. Er tritt kräftig für Maßnahmen ein, die die Anwendung tropischer und subtropischer Früchte in unserem Lande erleichtern können, und seine Kampagne für die Banane ist sicherlich nicht ohne Bedeutung für die gegenwärtige ausgedehnte Verwendung dieser Frucht gewesen. Die Arbeit wurde von der Akademie der Wissenschaften mit einer Geldbewilligung aus dem SÖDERSTRÖMschen Fonds belohnt. Eine andere Arbeit ähnlicher Art ist „Kraft och kultur", in der er Kraftquellen wie Kohle, Petroleum und ihre geographische Verteilung, sowie ihre Rolle für die Entwicklung der Kultur behandelt. Hier ist er jedoch nicht so glücklich in seiner Darstellung wie in „Vårt dagliga bröd", man merkt, daß er nicht in demselben Grade wie dort den Stoff beherrscht; eine versprochene Fortsetzung der Arbeit, u. a. die Wasserkraft behandelnd, ist auch nie erschienen. Als Professor der Wirtschaftsgeographie an der Handelshochschule in Stockholm trat GUNNAR ANDERSSON in ständig engere Beziehungen zu den führenden Kräften auf dem ökonomischen und industriellen Gebiet, und sein Interesse geht mehr und mehr dazu über, für unser Land wichtige wirtschaftliche Probleme vom geographischen Gesichtspunkt aus zu behandeln. Ich erwähne hier einige der bedeutenderen Arbeiten: Die Kohlenvorräte Spitzbergens und der Kohlenbedarf Schwedens, Die Stellung der schwedischen Industrie in der Weltproduktion, Wasserkraftregionen und Wasserkraftprovinzen, Das Auswanderungsproblem, Geographie der schwedischen Industrie, Studien über die geographischen und naturgeschichtlichen Voraussetzungen der schwedischen Landwirtschaft I: Der Einfluß des Klimas auf die schwedische Landwirtschaft. Wenn auch die Untersuchungen, die er in diesen Arbeiten vorlegt, nicht sonderlich tiefgehend sind, so zeugen sie doch alle von der Fähigkeit des Verfassers zu weiten Überblicken und guter Darstellungskunst. Sie bilden eine Art Vorarbeit zu einer groß angelegten Arbeit über die Wirtschaftsgeographie Schwedens, die ihm zu vollenden leider nicht beschieden war.

GUNNAR ANDERSSON war ein weitgereister Mann. Die verschiedenen Landesteile Schwedens kannte er wie wenige Forscher. Die meisten Länder Europas hatte er besucht; als Teilnehmer an dem Geologenkongreß in Petersburg 1897 erhielt er auch Gelegenheit, Kaukasien zu besuchen. Wie bereits erwähnt, nahm er an der NATHORSTschen Expedition nach Spitzbergen 1898 teil. Als Vertreter der Geographischen Gesellschaft war er 1912 von der American geographical society zur Teilnahme an deren großer Transcontinental excursion hin und zurück durch den amerikanischen Kontinent eingeladen, und 1914 reiste er nach Australien als Gast der British association for the advancement of science. Gestützt auf seine Beobachtungen während dieser Reise, verfaßte er die große Arbeit „Australien, natur och kultur". Sie ist nicht ein Reisebericht, sondern eine auf eigene Beobachtungen und Literaturstudien gegründete Schilderung der sozialen und wirtschaftlichen Entwicklung Australiens und ihres Zusammenhangs mit dem Klima und den Naturverhältnissen des Landes. Dort werden so verschiedene Dinge behandelt, wie Goldgräber und Goldgruben, Schafe und Schafstationen, Rindvieh und Gefrierfleisch, permokarbonische Eiszeit und Eucalyptuswälder, Bewässerung und artesische Brunnen, australische Politik und Gesellschaftsideal und vieles andere mehr, alles dies aber zusammengearbeitet zu einem äußerst gutgezeichneten, interessanten und lebendigen Bilde von dem fünften Kontinent. Die Arbeit erhielt überall eine sehr wohlwollende Kritik, wurde von der Akademie der Wissenschaften mit dem ARNBERGschen Preise ausgezeichnet und erschien 1922 in einer zweiten Auflage, versehen mit einem Anhang seitens eines australischen Journalisten, der Australien während und nach dem Weltkriege behandelt. Eine englische Ausgabe ist gleichfalls erschienen.

Nur um seine Vielseitigkeit noch des weiteren zu beleuchten, sei daran erinnert, daß GUNNAR ANDERSSON in den Jahren 1919 bis 1921 Mitglied der Ersten Kammer des schwedischen Reichstages war, daß er dem Sozialisierungsausschuß angehörte, staatlicher Vertreter in der Direktion der GRÄNGESBERGsgesellschaft, in den Jahren 1919—1927 Domänenbevollmächtigter war, und daß er von seinen ersten Stockholmer Jahren an zu den führenden Kräften innerhalb des Schwedischen Touristenvereins gehörte, dessen Vorsitzender er noch bei seinem Tode war.

Suchen wir nun zuletzt GUNNAR ANDERSSON als wissenschaftlichen Forscher und Schriftsteller zu charakterisieren, so ist in erster Linie seine Lust auffallend, sich mit großen Aufgaben zu beschäftigen. Für solche hatte er ohne Zweifel eine besondere

Veranlagung. Er war ein Mann mit weitem Überblick, verstand die Kunst, verschiedene Fakta miteinander zu verarbeiten, und vor allem hatte er den ausdauernden Fleiß, der für Durchführung größerer Arbeiten notwendig ist. Dazu kommt, daß er eine ausgeprägte schriftstellerische Begabung hatte. Beim Schreibtisch arbeitete er rasch und mehrere Stunden hindurch ohne Aufenthalt. Seine Darstellungsweise ist in der Regel mustergültig und oft fesselnd, und er verstand es wohl, einen interessierten Leserkreis zu gewinnen.

Die Vielseitigkeit seiner schriftstellerischen Tätigkeit ist verblüffend. Geht man das Verzeichnis der von ihm erschienenen Schriften durch, so findet man dort Gegenstände behandelt wie: Die geographische Verteilung des Kirchenbesuchs in Schweden, Die Gefahren für die Gesundheit des Weißen in außereuropäischen Teilen der Erde, Ein Beitrag zur Kenntnis des Vorkommens des Pferdes in Schweden während der Steinzeit, COOKs und PEARYs Nordpolexpeditionen, Beiträge zur Kenntnis des spätquartären Klimas Italiens, Die Erzgrube Stora Kopparberg usw. Er liegt in der Natur der Sache, daß GUNNAR ANDERSSON bei dieser Vielseitigkeit nicht der tiefgehende Forscher wurde, der den Problemen auf den Grund ging, aber er hatte einen erstaunlichen Blick für das Wesentliche; bei den meisten Gegenständen, die er behandelt hat, kommt er mit neuen und oft überraschenden Gesichtspunkten, seine Fähigkeit des Überblickens war ungewöhnlich, und er gehörte nie zu denen, die vor lauter Bäumen den Wald nicht sehen. Bleibenden Wert dürften vor allen anderen seine pflanzengeographischen Arbeiten haben, im innersten Grunde war er Botaniker, und solche Arbeiten wie: Die Geschichte der schwedischen Vegetation, Der Hasel in Schweden einst und jetzt und Die geographische Verteilung und Einwanderungsgeschichte der nordschwedischen Flora werden immer zu den wichtigsten schwedischen pflanzengeographischen Arbeiten unserer Zeit gerechnet werden.

Verzeichnis der von Gunnar Andersson verfaßten botanischen Schriften.

Aus Ymer 1928. H. 3.

Ein vollständiges Verzeichnis der Schriften GUNNAR ANDERSSONs findet sich in der Zeitschrift Ymer, 1928, zusammengestellt von OLOF JONASSON.

1884. Gamla träd. Svenska Trädgårdsför. Tidskr. 1884. Sid. 27—30.
Skulle ej våra odlade utländska slingerväxter till en stor del kunna ersättas af inhemska? Sv. Trädgårdsför. Tidskr. 1884. Sid. 105—108.

1885. Några ord om Linnés *Stipa pennata*. Bot. Not. 1885. Sid. 101—102.
Champignonodling. Skånska Trädgårdsför. Tidskr. 1885. H. 3. Sid. 80—86.

1888. Redogörelse för senare tiders undersökningar af torfmossar, kalktuffer och sötvattensleror, särdeles med hänsyn till den skandinaviska vegetationens invandringshistoria. Bot. Not. 1888. Sid. 4—6. Deutsche Übersetzung im Bot. Centralbl. 1888.
Vår trädgårdsskötsels nuvarande ställning. En studie i vår officiella statistik. Sv. Trädgårdsför. Tidskr. 1888. Sid. 2—9. (Abgedruckt in Skånska Trädgårdsför. Tidskr. 1888.)

1889. Studier öfver torfmossar i Södra Skåne. K Vet. Ak. Handl. Bih. Bd. 15. Afd. III. N:o 3.
En ny fyndort för subfossila nötter af *Trapa natans* L. Bot. Not. 1889. Sid. 201—208.

1890. Torfmossarnes bidrag till kännedomen om Skandinaviens forntida växtgeografi. Sv. Mosskulturför. Tidskr. 1890. Sid. 1—22.
Studier öfver ogräsvegetationen på sydsvenska torfmossar. Sv. Mosskulturför. Tidskr. 1890. Sid. 492—510.
Om sänkningen af sjöarne Kalfven och Fegen. Sv. Mosskulturför. Tidskr. Sid. 446 o. f.

1891. Om *Najas marinas* tidigare utbredning under kvartärtiden. Bot. Not. 1891. Sid. 249—257.
Übersetzung: J. FRÜH, Torfstudiets nuvarande ståndpunkt, K. Landtbruks Akad. Handl. och Tidskr. 1891.

1892. Växtpaleontologiska undersökningar af svenska torfmossar. I. K. Vet. Akad. Handl. Bih. Bd. 18. Afd. III. N:o 2.
Växtpaleontologiska undersökningar af svenska torfmossar. II. K. Vet. Akad. Handl. Bih. Bd. 18. Afd. III. N:o 8. Specialitet: Växtförande aflagringar i relation till marina bildningar i Södra Sverige.
Några ord om granens invandring i Sverige. Geol. För. Förh. Bd. 14. H. 2. Sid. 176—178.
Ytterligare några ord om granens invandring i Sverige. Geol. För. Förh. Bd. 14. H. 4. Sid 363—370.
Om de växtgeografiska och växtpaleontologiska stöden för antagandet af klimatväxlingar under kvartärtiden. Geol. För. Förh. Bd. 14. H. 6. Sid. 509—538.
Om metoden för växtpaleontologiska undersökningar af torfmossar. Geol. För. Förh. Bd. 14. H. 2. Sid. 165—173. (Deutsche Übersetzung in KEILHACKs Praktische Geologie.)
Preparat af växtlämningar vunna ur tvenne torfprof. (Ref. af föredr.) Geol. För. Förh. Bd. 14. H. 3. Sid. 192—194.
Om slamning af torf. Geol. För. Förh. Bd. 14. H. 6 Sid 506—508.
Studier öfver örtartade slingrande stammars jämförande anatomi. I. Humulus. LUNDs Univ. Årsskr. Bd. 28. Med 1 tafl.
Om förekomsten af *Artemisia Stelleriana* i Danmark. Bot. Not. 1892. Sid. 197—200.

1893. Om metoden för botanisk undersökning af olika torfslag. Sv. Mosskulturför. Tidskr. 1893. Sid. 526—530.
Studier öfver svenska växtarters utbredning och invandringsvägar. I. *Alnus glutinosa* (L) J. Gærtn. och *Alnus incana* (L) Willd. Bot. Not. 1893. Sid 217—239.

Bland högfjällens växtvärld. Sv. Turistför. årsskrift 1893. Sid. 1—22. (Auf norwegisch in »Naturen« 1894. Sid. 1—11 och 44—51.)
Den bohuslänska vegetationen förr och nu. Göteborgs Handelstidning 1893. N:o 185 A, 192 B och 194 A.

1894. Om senglaciala och postglaciala aflagringar i mellersta Norrland. Geol. För. Förh. Bd. 16. H. 6 och 7. Sid. 531—575 o. 666—708.
Om den forntida förekomsten af sjönöten (*Trapa natans L*) i Finland. Naturen (Helsingfors) 1894 N:o 39. Sid. 113—117.
Den subfossila förekomsten af *Alnus* vid Skattmansö. Bot. Not. 1894. Sid. 110.
Om fyndet af *Artemisia Stelleriana* på Irland. Bot. Not. 1894. Sid. 47—48.

1895. (Zusammen mit H. BERGHELL) Torfmosse öfverlagrad af strandvall väster om Ladoga. Geol. För. Förh. Bd. 17. H. 1. Sid. 21—34.
Norrländska elfdalsaflagringarnes bildningssätt och ålder. Geol. För. Förh. Bd. 17. H. 4. Sid. 496—506.
Om några växtfossil från Gotland. Geol. För. Förh. Bd. 17. H. 1. Sid. 35—52.
Åkerbrukets ålder i Skandinavien. Ymer 1895. Sid. 257—258.

1896. Über das fossile Vorkommen der *Brasenia purpurea* Mich. in Rußland und Dänemark. K. Vet. Akad. Handl. Bih. Bd. 22. Afd. III. N:o 1.
Hvad är *Folliculites* och *Paradoxocarpus*? Geol. För. Förh. Bd. 18. H. 6. Sid. 538—541.
Om konservering af kvartära växtlämningar. Geol. För. Förh. Bd. 18. H. 6. Sid. 492—498.
Svenska växtvärldens historia. Stockholm 1896 P. A. NORSTEDT & SÖNER, 1:sta uppl. 1 tafla. 106 sid. Samma arbete: 2:dra omarbetade uppl. (1896) 136 Sid. En något omarbetad öfversättning är: Die Geschichte der Vegetation Schwedens. ENGLERs Bot. Jahrb. Bd. 22 (1896) H. 3. Sid. 433 - 550

1897. I myrornas trädgårdar. Ord och Bild 1897. Sid. 66—72.

1898. De ryska stepperna. Geol. För. Förh. Bd. 20. H. 2. Sid. 33—37. (Ref. af föredr.)
(Zusammen mit H. HESSELMAN) Verzeichnis der in König Karls Land während der schwedischen Polarexpedition 1898 gefundenen Phanerogamen. K. Vet. Akad. Förh. 1898 N:o 8. Sid. 555—557.
Studier öfver Finlands torfmossar och fossila kvartärflora. Bull. de la Comm. géologique de Finlande. N:o 8. 210 sid., 4 taflor.

1899. Om en af strandvall öfverlagrad torfmosse på södra Gottland. Geol. För. Förh. Bd. 21. H. 5. Sid 533—535.

1900. Om växtlifvet i de arktiska trakterna. Nordisk tidskr. 1900. H. 3. Sid. 223—250, 3 tafl. (Unter dem Titel: Zur Pflanzengeographie der Arktis in der Geographischen Zeitschrift VIII. H. 1. Sid. 1—23.)
(Zusammen mit H. HESSELMAN) Bidrag till kännedomen om Spetsbergens och Beeren Eilands kärlväxtflora. K. Vet. Akad. Handl. Bih. Bd. 26. Afd. III. N:o 1. 88 sid. Med. 4 taflor.
Om hasseln i Norrland. Sv. Turistf. Årsskrift 1900. Sid. 298—304.

1901. (Zusammen mit GUNNAR DILLNER) Om olika torfslags bränslevärde. Jernkontorets annaler. Bih. 1901. H. 11. 29 sid.

1902. Röd snö. Sv. Turistför. årsskrift 1902. Sid. 376—383.
Växtlifvet inom öfre Dalarne. I »Öfre Dalarne förr och nu« Stockholm 1903. Sid. 42—81.
Tvenne för Sverige nya växtarter. Bot. Not. 1902. Sid. 81—89.
Hasseln i Sverige fordom och nu. En geologiskt-växtgeografisk undersökning belysande frågan om klimatets förändring sedan Litorinatiden. Sv. Geol. Unders. Ser. Ca. N:o 3 (1902) 168 sid. [Das deutsche Resumé unter dem Titel: Der Haselstrauch in Schweden, in ENGLERs botan. Jahrb. 33 (1904) abgedruckt.]

1903. Några drag ur de svenska skogarnes historia. Skogsvårdsför. tidskr. 1903. Sid. 3—22.
Klimatet i Sverige efter istiden. Nordisk tidskr. 1903. Sid. 1—26.
Skogsskötling och skogsodling i Cevennerna. Skogsvårdsför. tidskr. 1903. H. 7. Sid. 213—234.
Das nacheiszeitliche Klima von Schweden und seine Beziehungen zur Florenentwickelung. Ber. VIII der Züricher botan. Gesellsch. 1901—1903 (1903). 17 sid.
Vattenväxter och arktiska växtlämningar. Geol. För. Förh. Bd. 25. Sid. 330—332.

1904. Om de fysiskt-geografiska förutsättningarna för bebyggelsen inom några af Jämtlands fjällträkter. YMER 1904. Sid. 314—331.
En månad i Hamra kronopark. Svenska turistför. årsskr. 1904. Sid. 297—318.
Österrike-Ungerns skogstillgångar och trävaruexport. Skogsvårdsfören. tidskrift 1904. Sid. 137—150.
Skogar och kronoparker i Förenta staterna. Skogsvårdsfören. tidskr. 1904. Sid. 28—40.
Om skydd för intressantare skogstyper, skogsväxter och skogsdjur. Skogsvårdsfören. tidskr. 1904. Sid. 293—304.
Om svamparnes betydelse för våra barrträds kväfveupptagande. Skogsvårdsfören. tidskr. 1904. Sid. 457—466.
Klimatet i Sverige för tiotusen år sedan. Studentfören. Verdandis populärvet. tidningsart. N:o 125. Äfven separat. 13 sid.

1905. Undersökning af valda, typiska, smärre områden af försumpad skogsmark. Årsskrift utgifven af Föreningen för skogsvård i Norrland. H. 2. Sid. 132—136.
Förslaget till skyddsskogar inom Jämtlands län. Skogsvårdsfören. tidskr. 1905. Sid. 57—84.
I Sverige under senare tid företagna åtgärder till naturens skydd. Ymer 1905. Sid. 225—264.
Om björkens tjocklekstillväxt inom Jämtlands fjällträkter. Skogsvårdsfören. tidskr. 1905. H. 11. Sid. 417—422. (Äfven i Medd. fr. Statens skogsförsöksanstalt; här med tysk resumé.)
Om talltorkan i Öfre Sverige våren 1903. Skogsvårdsfören. tidskr. 1905. H. 11. Sid. 449—480. (Äfven i Medd. fr. Statens skogsförsöksanstalt; här med tysk resumé.)

1906. Om barrträdsraser och deras renodling. Skogsvårdsfören. tidskr. 1906. H. 7—8. Sid. 319—331.
Die Entwicklungsgeschichte der scandinavischen Flora. Résultats scientif du Congrès internat. de Botanique Vienne 1905. Jena 1906. Sid. 45—97.

1907. (Zusammen mit H. HESSELMAN.) Vegetation och flora i Hamra Kronopark. Skogsvårdsfören. tidskr. 1907. H. 2. Fackuppsatser. Sid. 43—102. (Äfven i Medd. fr. Statens skogsförsöksanstalt; där med tysk resumé.)
Om förekomsten af Beta maritima på Sveriges växtkust. Svensk botan. tidskr. 1907. Sid. 342—346.

1909. The climate of Sweden in the Late-Quaternary period. Sveriges Geol. Undersökn. årsbok 3 (1909). N:o 1. 88 sid. 2 taflor.
I skottska högländerna.. Skogsvårdsfören. tidskr. 1909. H. 11. Sid. 475—487.
FREDRIK WILHELM CHRISTIAN ARESCHOUG †. Svensk botan. tidskr. Bd. 3. H. 4. Sid. 179—195.

1910. Die jetzige und fossile Quartärflora Spitzbergens als Zeugnis von Klimaänderungen. Samlingsarbetet Die Veränderungen des Klimas seit dem Maximum der letzten Eiszeit. Stockholm 1910. 9 sid.
Rhododendron ponticum Fossil in the Island Skyros in Greece. Ibd.
Beiträge zur Kenntnis der spätquartären Klimas Nord-Italiens. Ibd.
Swedish climate in the Late-quarternary period. Ibd.
Verbreitung, Ursprung, Eigenschaften und Anwendung der Mittelschwedischen Böden (zusammen mit H. HESSELMAN). Führer einer agrogeologischen Exkursion der 11ten Internationalen Agrogeologenkonferenz. Stockholm 1910. 158 sid.
Das spätkvartäre Klima. Eine zusammenfassende Übersicht. Die Veränderungen des Klimas seit dem Maximum der letzten Eiszeit. Stockholm 1910. Sid. XIII—LVIII.
Die schwedischen Bodentypen und ihre Verbreitung. Verhandlungen der 11ten Internationalen Agrogeologenkonferenz. Stockholm 1910. Sid. 331 - 339.

1912 Den norrländska florans geografiska fördelning och invandringshistoria med särskild hänsyn till dess sydskandinaviska arter (zusammen mit S. BIRGER). Norrländskt handbibliotek V. Uppsala 1912. 416+VIII sid.
Die Veränderungen des Klimas seit dem Maximum der letzten Eiszeit. Compte rendu de la XI:te session d. Congrès Géol. Intern. Stockholm 1912. Sid. 371—377.

1913. Japetus Steenstrup och torfmossforskningen. Mindeskrift i anledning af hundrede Aaret for Japetus Steenstrups Födsel. Köpenhamn 1914. 16 sid.
Schwedens Naturschätze. Schweden. Histor. statist. Handbuch. Zweite Aufl. Deutsche Ausgabe II. Stockholm 1913. S. 1—24. Sid. 1—16.

1914. Några huvuddrag i Stockholmstraktens naturförhållanden och växtgeografi (zusammen mit S. BIRGER). I Stockholmstraktens växter. Stockholm 1914. Sid. XXXII—LXI.
Die geographische Verteilung und die Einwanderungsgeschichte der nordskandinavischen Flora (zusammen mit S. BIRGER). ENGLERs botan. Jahrb. Bd. LI (1914). Sid. 501—593.
Om sambandet mellan natur och kultur i Australien. Ymer 1914. H. 4. Sid. 293—330.
Högre växter med bakterieodlingar i sina blad. Populär Naturvetenskaplig Revy. H. 5—6, 1914. Sid. 201—205.

1915. Australien, natur och kultur, studier och minnen. Stockholm 1915. HUGO GEBERS förlag. 264 + VII sid. 50 tavl. och planscher. 2:dra upplagan 1922.
Varifrån härstamma de på Kattegats botten anträffade torvblocken? Geol. För. Förh. Bd. 37 (1915). Sid. 555—566.

1916 Vårt dagliga bröd. Näringsväxterna i världsproduktionen. Stockholm 1916. HUGO GEBERS förlag. 192 sidor. 2:dra upplagan 1917. 3:dje översedda och tillökade upplagan, 230 sidor, 1918. [Kapitlet »Svenska folkets livsmedelsbehov» i 3:dje upplagan omtryckt dels i Kooperatören. H. 11, 1918, dels i Västmanlands läns Hushållningssällskaps Årsskrift. H. 1, 1918. Sid. 147—157.] Översatt till finska (1920) och danska (1921).

1917 Sydamerikas virkestillgångar. »Skogar och skogsbruk. Studier tillägnade FRANS KEMPE.» Stockholm 1917. Sid. 299—316. [Ingår även i Skogsvårdsfören. tidskrift 1917. Bil. 1. Sid. 299—316.]

1919. FREDRIK WILHELM CHRISTIAN ARESCHOUG. Svenskt biografiskt lexikon. Stockholm 1919. H. 6. Sid. 149—158.

1920. The Forest of Sweden. The American-Scandinavian Review. Vol. IX (1921). N:o 8. Sid. 531—534. (Omtryckt i »Swedish-Australian Trade Journal» okt. 1921. Sid. 146—148)

1921. Världens barrskogstillgångar. Skogsvårdsföreningens tidskrift 1921. H. 1—2. Sid. 132. (Uppsatsen med mycket få ändringar men utan illustrationer omtryckt i »Tekniska Föreningen i Gefle 1920 Års Handlingar.» Gäfle 1921. Sid. 50—83. Ett kort referat av vissa viktiga data publicerades under rubriken: Världens barrskogstillgångar i Almanack för alla 1922.)
ALFRED GABRIEL NATHORST †. Några minnets ord. Ymer 1921. H. 1. Sid. 47—55.

1922. Stockholmsnaturens historia. Svenska turistföreningens årsskrift, 1922. Sid. 1—38.
Sjöarnas naturförhållanden. Geografisk inledning. Svenska jordbrukets bok. Sötvattensfiske och fiskodling av OSCAR NORDQUIST. Stockholm 1922. Sid. 11—14.
HUGO CONWENTZ †. Ymer 1922. H. 3 o. 4. Sid. 372—376

1923. Svenks trädgårdsodling i våra dagar. Hem och hushåll 1923. Stockholm. Sid. 53—76.

1925. Det svenska skogsbrukets nuvarande ställning. Skogen 1925. Sid. 68—92.

1926. PER DUSÉN †. Ymer 1926. H. 1. Sid. 66—71.

1927. Studier över den svenska lanthushållningens geografiska och naturhistoriska förutsättningar. I. Klimatets inflytande på det svenska iordbruket. Ymer 1927. H. 4. Sid. 337—355.

Georg Bitter.

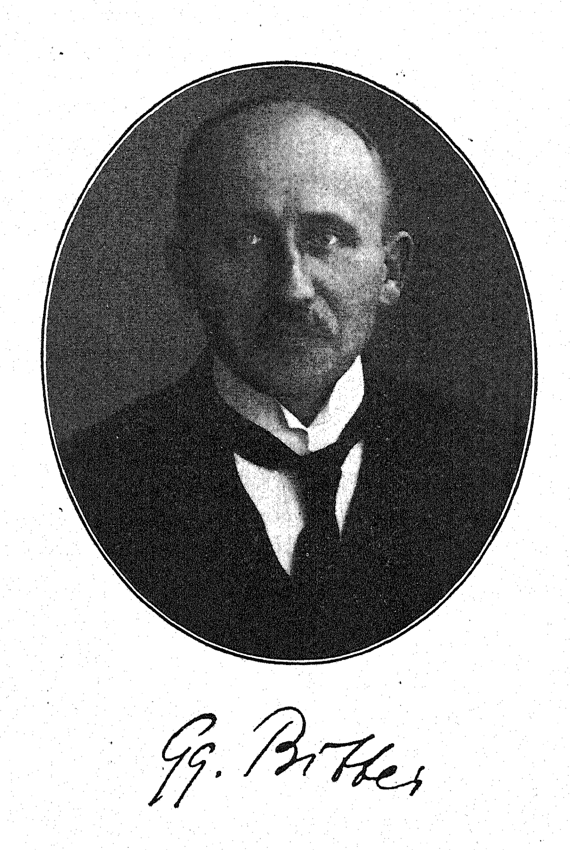
Von
C. A. WEBER, Bremen.
(Mit Bildnis im Text.)

GEORG BITTER wurde am 13. August 1873 in Bremen geboren. Seine Eltern gehörten dem Kaufmannsstande an und waren von jener ehrenfesten Art, der treue und strenge Pflichterfüllung als das Höchste gilt. Sie pflanzten die gleiche Gesinnung dem einzigen Sohne ein, zugleich die starke Liebe zur engeren Heimat, die in dem alten bremischen Spruche:

Nord, Süd, Ost und West,
Bremen best!

ihren Ausdruck findet. Er besuchte zuerst die Realschule am Doventor, später das Alte Gymnasium in Bremen, das er 1893 mit dem Reifezeugnis verließ, um sich in Jena, Leipzig, München und Kiel dem Studium der Naturwissenschaften zu widmen. Nachdem er an der letztgenannten Universität 1897 zum Dr. phil. promoviert war, arbeitete er eine Zeitlang im botanischen Museum in Berlin und an der biologischen Station in Neapel. 1899 wurde er Assistent von ZOPF in Münster i. W. und habilitierte sich dort 1901. Im Jahre 1905 übernahm er die Einrichtung und Leitung des neu zu errichtenden botanischen Gartens in Bremen. Von 1915 bis 1918 diente er dem Vaterlande als Landsturmmann. Nach der Heimkehr suchte er die während des Krieges im botanischen Garten eingetretenen Mängel mit verdoppeltem Eifer zu beseitigen. Die damit verbundene aufreibende Arbeit und der Kampf mit den beständig wachsenden finanziellen Schwierigkeiten der Nachkriegszeit, die alle Mühe allzu oft vereitelten, bestimmte ihn, nachdem er vordem andere Berufungen abgelehnt hatte, 1923 nicht leichten Herzens dem Ruf als ordentlicher Professor der Botanik nach Göttingen zu folgen; er behielt jedoch auch von da aus den botanischen Garten Bremens beständig und fürsorglich im Auge. Aber körperliche und geistige Überanstrengung brachte den in ihm liegenden Keim vererbter Krankheit, dessen er sich seit langem mit stiller Gefaßtheit bewußt war, dort zur raschen Entwicklung. Er erlag ihr am 30. Juli 1927. Im Jahre 1919 hatte er sich verheiratet. Kinder sind der Ehe nicht entsprossen.

BITTER war durch FRANZ BUCHENAU schon als Schüler der Botanik gewonnen, der er sich während seines ganzen Lebens mit größter Hingabe weihte, zunächst in der Durchforschung der heimatlichen Flora, wobei er schon frühe den Thallophyten, zumal den Flechten, seine besondere Aufmerksamkeit zuwandte. Als Mann der Wissenschaft erstreckte sich seine Tätigkeit in den ersten



Jahren auf allgemeine Aufgaben aus den Gebieten der Anatomie der Pflanzen, der Kryptogamenkunde und der Erblichkeitslehre. In der Stellung am botanischen Garten zu Bremen nötigten ihn äußere Verhältnisse, aber auch persönliche Neigung und Anlage, sich speziellen Aufgaben fast ausschließlich systematischer Art zu widmen. Eine für das ENGLERsche „Pflanzenreich“ übernommene Gesamtdarstellung der großen Familie der Solanaceen wurde seit 1910 der Mittelpunkt seiner wissenschaftlichen Tätigkeit, nachdem ihn seine Entdeckung der Steinzellenkonkretionen in dem Fruchtfleische der beerentragenden Vertreter dieser Familie und die Er-

kenntnis ihrer systematischen Bedeutung veranlaßt hatte, deren ganze Verwandtschaftsverhältnisse einer umfassenden und gründlichen Prüfung zu unterziehen. Mehrere Reisen zur Durchsicht der Solanaceen größerer Sammlungen Europas wurden dazu unternommen. Die Ergebnisse dieser umfangreichen und mühevollen Studien hat er in einer Reihe von Veröffentlichungen, namentlich in FEDDEs Repertorium und in ENGLERs Botanischen Jahrbüchern niedergelegt. Es ist zu bedauern, daß er nicht mehr zu einer Gesamtdarstellung der Familie gekommen ist. Denn es hätte einen hohen Reiz gewährt, ausgeführt zu sehen, wie sich die ihr zugrunde liegende Idee unter den verschiedenen äußeren Bedingungen und Vergesellschaftungen gestaltete, sich einer jeden Lage anpaßte und eben dadurch die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen hervorrief — was fraglos ein allgemeine Bedeutung beanspruchender Beitrag zur näheren Erkenntnis der Lebensgestaltung der Erde wäre. Auch in seiner großen, 1911 erschienenen *Acaena*-Arbeit und deren späteren Ergänzungen ist er nicht zu einem derartigen Abschluß gekommen, obwohl hier in den pflanzengeographischen Erörterungen bemerkenswerte Ansätze dazu vorhanden sind. Er betrachtete seine Arbeiten indes nur als Vorstudien späterer Monographien. Seine Gedanken über Lebenserscheinungen, Abstammung, Ursprungsland, Wanderung und Ausbreitung der bezüglichen Formen und Verwandtschaftskreise werden bei künftigen monographischen Bearbeitern gebührende Beachtung finden. — Außer diesen systematischen großen Arbeiten beschäftigten ihn Beobachtungen und Untersuchungen, zu denen ihm der botanische Garten Gelegenheit oder Veranlassung gab. Wegen der einzelnen Arten sei auf das Schriftenverzeichnis am Schlusse verwiesen. Auch den Flechten bewahrte er seine Liebe, wie mehrere Veröffentlichungen über sie bezeugen.

Aber BITTER wurde durch diese von ihm mit der ihm eigenen Zähigkeit und Gründlichkeit verfolgten, abseits der biologischen Mode- und Tagesfragen der Zeit liegenden und doch nicht bloß für die Systematik und die Pflanzengeographie, sondern auch als Vorarbeiten für eine künftige Theorie des Lebens wichtigen Forschungen keineswegs einseitig. Er nahm vielmehr an allen wissenschaftlichen und praktischen Aufgaben und Neuerscheinungen des Gesamtgebietes der Botanik regen Anteil und verstand es, in seiner Lehrtätigkeit auch andere dafür zu erwärmen. Zu seinen Schülern gehörte auch mein im Kriege gefallener Sohn HELLMUTH WEBER, der sich während seiner Universitätsferien unter BITTERs Leitung mit anatomischen und systematischen Studien im Bremer botanischen

Garten beschäftigte, und ich weiß aus seinem Munde, mit welcher Verehrung er seinem Lehrer anhing, der sich in der Erkenntnis seines Eifers und seiner Fähigkeit seiner besonders angenommen hatte.

Die Übernahme der Einrichtung und Leitung des botanischen Gartens zu Bremen, dessen Gründung der Anregung und Freigebigkeit eines hanseatischen Kaufherrn zu verdanken ist, geschah nicht ohne ernste Bedenken. Denn BITTER verzichtete damit auf sich ihm eröffnende Aussichten in seiner akademischen Laufbahn zugunsten des Unternehmens einer auf 25 Jahre beschränkten privaten Stiftung. Den Ausschlag gab für ihn schließlich der Wunsch und die Hoffnung, dem Ansehen seines Bremens auch auf dem Gebiete der Wissenschaft, soviel er von seiner Seite dazu beizutragen vermochte, zu dienen, und die jugendfrohe, stets das Beste hoffende Schaffensfreude setzte über alle Bedenken hinweg.

Die Aufgabe, den Garten so einzurichten, daß zwischen den Forderungen der Wissenschaft und den gegebenen räumlichen und finanziellen Bedingtheiten ein Ausgleich entstand, wurde im ganzen glücklich gelöst. Die Anordnung des Hauptteiles war durchgängig pflanzengeographisch. Daneben wurden biologische, Parasiten- und Bastardgruppen geschaffen. Dem praktischen Bedürfnis wurde durch Zusammenstellung von wichtigen einheimischen Nutz- und Heilpflanzen, Unkräutern, Giftpflanzen usw. in einer besonderen Abteilung Rechnung getragen. Auf die gerade für Bremen erwünschte Herstellung einer Kolonialpflanzenabteilung mußte vorläufig verzichtet werden in der Hoffnung, dies in der weiteren Entwicklung des Gartens nachholen zu können.

Trotz der im Verhältnis zu der so umgrenzten Aufgabe beschränkten Mittel wußte BITTER, unterstützt durch einen tüchtigen und zuverlässigen Obergärtner, der auch nach seinem Fortgange den Garten in seinem Sinne zu verwalten bemüht ist, diesen in musterhafter Ordnung zu halten. Das größte Gewicht wurde auf sorgfältige Bestimmung der Pflanzen gelegt. Hier begegnete man nicht, wie in manchen anderen botanischen Gärten, auf Schritt und Tritt falschen Bestimmungen, verwechselten Etiketten und verwirrendem Durcheinanderwachsen nebeneinander gepflanzter Stauden. In dem Austausch mit fremden Gärten fand das bald Anerkennung und schuf dem Bremer Garten einen ausgezeichnet guten Ruf. Ein Besuch desselben war für jeden Kenner stets ein Genuß. Mit um so schmerzlicherem Bedauern müssen wir sehen, daß es in der Not dieser Zeit nicht möglich ist, die wertvolle BITTERsche Schöpfung auf der früheren Höhe zu erhalten, nachdem das Stiftungskapital durch die Inflation so gut wie vollständig verloren,

und es unglücklicherweise nach dem Tode des hochherzigen Stifters FR. SCHÜTTE bislang noch nicht gelungen ist, dafür einen ausreichenden Ersatz zur dauernden Erhaltung des Gartens in einem angemessenen Zustand für Bremen ähnlich wie in der Schwesterstadt Hamburg zu sichern.

Neben der Sorge um das hier geschaffene Werk entfaltete BITTER eine lebhafte Tätigkeit durch öffentliche wissenschaftliche und volkstümliche Vorträge über Anatomie und Physiologie der Pflanzen, über Kryptogamen, Systematik, Pflanzenkrankheiten, allgemeine und spezielle Biologie, Pflanzengeographie usw., zuletzt in Verbindung mit dem inzwischen in Bremen organisierten Vorlesungswesen. Dazu kamen Führungen sowohl im botanischen Garten wie in der näheren und weiteren Umgebung der Stadt und mikroskopische Übungen, namentlich für die Lehrerschaft Bremens, samt einer regen und opferwilligen Beteiligung an den Bestrebungen des Naturwissenschaftlichen Vereins, dessen Vorstande er angehörte.

Wie einst W. O. FOCKE und FRANZ BUCHENAU, so weckte und pflegte jetzt BITTER, nur vielseitiger und in weiterem Kreise als jene, in der alten Hanse- und Handelsstadt den Sinn für die *Scientia amabilis* sowie für die Erkenntnis ihrer allgemeinwissenschaftlichen und ihrer hohen kulturellen und praktischen Bedeutung. In der Tat ist es ihm dadurch gelungen, ihr hier eine Reihe dauernder Verehrer und Jünger zu gewinnen.

In dankbarer Anerkennung seiner Wirksamkeit ehrte die Vaterstadt sein Andenken, indem sie eine der neuen Straßen am botanischen Garten „Georg-Bitter-Straße" nannte.

Ich selber bewahre der liebenswürdigen und beständigen Bereitwilligkeit, mit der er öfters das für meine Arbeiten erforderliche lebendige Vergleichsmaterial mir zu verschaffen bemüht gewesen ist, ein dankbares Andenken.

Das Lebensbild GEORG BITTERs wäre unvollständig, wenn ich anzudeuten versäumte, daß seine Interessen weit über den Kreis der Botanik hinausgingen. Vor allem war es die Kunst, die ihm Erholung und Aufrichtung gewährte. Und einen sympathischen Charakterzug möchte ich nicht vergessen, der in unseren gelegentlichen philosophischen und durch die Zeitereignisse veranlaßten politischen Erörterungen hervortrat: er war stets geneigt, auch in gegensätzlichen Auffassungen einen berechtigten Kern anzuerkennen und die Relativität der eigenen zuzugeben.

Nach einer Bemerkung in seinem Nachlaß hat er ungefähr einhundert z. T. umfangreiche Abhandlungen botanischen Inhaltes hinterlassen. Mehrere in Göttingen begonnene Arbeiten blieben

infolge seiner dortigen starken dienstlichen Inanspruchnahme bei zunehmender Kränklichkeit unvollendet, oder er vertraute ihre Vollendung anderen Händen an. Es ist mir leider nicht möglich gewesen, ein vollständiges Verzeichnis seiner Veröffentlichungen zusammenzustellen. Die hier mitgeteilten umfassen jedoch seine bedeutendsten wissenschaftlichen Arbeiten. Sie werden wenigstens seine botanische Betätigung näher beleuchten können.

Schriften von Georg Bitter.

1. Beiträge zur Adventivflora Bremens. Abh. Naturw. Ver. Bremen XIII, 1896, S. 264 f.
2. Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Blattformen der Ranunculaceen und Umbellifloren. Flora, 83. Jahrg. 1897, S. 223—302. (Inaug.-Diss. Kiel 1897).
3. Über maschenförmige Durchbrechungen der unteren Gewebeschicht oder des gesamten Thallus bei verschiedenen Laub- und Strauchflechten. Botan. Untersuchungen, Festschr. f. SCHWENDENER. Berlin 1897, S. 120 bis 149.
4. Über das Verhalten der Krustenflechten beim Zusammentreffen ihrer Ränder. Zugleich ein Beitrag zur Ernährungsphysiologie der Lichenen auf anatomischer Grundlage. Jahrb. f. wissensch. Bot. XXXIII, 1898.
5. Zur Anatomie und Physiologie von *Padina Pavonia*. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. XVII, 1899.
6. Zur Morphologie und Physiologie von *Microdictyum umbilicatum*. Jahrb. f. wissensch. Bot. XXXIV, 1899.
7. Die phanerogamische Pflanzenwelt der Insel Laysan. Abh. Naturw. Ver. Bremen XVI, 1900, S. 430—439.
8. Marattiaceen. In ENGLER-PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien, Lief. 195 u. 199, 1900.
9. Zur Morphologie und Systematik von *Parmelia*, Untergattung *Hypogynia*. Hedwigia XI, 1901, S. 171—274, Taf. X—XI.
10. Über die Variabilität einiger Laubflechten und über den Einfluß äußerer Bedingungen auf ihr Wachstum. Jahrb. f. wissensch. Bot. XXXVI, 1901.
11. Nachträge zu den Marattiaceen und Ophiaglossaceen. In ENGLER-PRANTL: Die natürl. Pflanzenfam. Lief. 213. 1902.
12. Die Rassen von *Nicandra physaloides*. Botan. Centralbl. XIV, 1903, S. 145—176. Mit Taf. IX—XIV.
13. Fertilitätsnachweis einer vermeintlich sterilen, rein weiblichen Sippe der *Salvia pratensis* var. *apetala* Hort. Ber. der Deutsch. Bot. Ges. XXI, 1903, S. 458—467. Mit Taf. XXIV.
14. Heteromorphie der Staminodien an den beiden Blütenformen der *Salvia Baumgartneri* Griseb.; Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XXII, 1904, S. 449—453. Mit einer Abb.
15. Parthenogenesis und Variabilität der *Bryonia dioica* Jacq.; Abh. Naturw. Ver. Bremen XVIII, 1904.
16. *Peltigera*-Studien I. Rückseitige Apothecien bei *Peltigera malacea*. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. XXII, 1904, S. 248.

17. *Peltigera*-Studien II. Das Verhalten oberseitiger Thallusschuppen der *Peltigera lepidophora* (Nyl.). Ebenda 1904, S. 251.
18. Zur Soredienbildung. Hedwigia XLIII, 1904.
19. Dichroismus und Pleochroismus als Rassencharakter. Festschr. zu ASCHERSONs siebzigstem Geburtstag. Berlin 1904, GEBR. BORNTRAEGER.
20. Über die einzelnen Anlagen im botanischen Garten, in: W. O. FOCKE, Der Bot. Garten zu Bremen. Abh. Naturw. Ver. Bremen XVIII, 1906, S. 492—496.
21. Über Verschiedenheiten in der Entwickelungsdauer bei *Xanthium*rassen. Abh. Naturw. Ver. Bremen XIX, 1908, S. 290—297. Mit Tafel 8 und 9.
22. *Oxalis stricta* L. var. *decumbens* nov. var., eine Mutation. Abh. Naturw. Ver. Bremen XIX, 1908, S. 298—300. Mit Tafel 10.
23. Zur Frage der Geschlechtsbestimmung von *Mercurialis annua* durch Isolation weibl. Pflanzen. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. XXVII, 1909, S. 120—126.
24. Peltigeren-Studien III: *Peltigera nigripunctata* n. sp., eine verkannte Flechte mit heterosymbiontischen Cephalodien. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. XXVII, 1909, S. 186—195. Mit Tafel IX.
25. Die Gattung *Acaena*. Vorstudien zu einer Monographie. Bibliotheca Botanica, Heft 74, 1910—1911, 336 Seiten in 4°. Mit 37 Tafeln und 98 Textfiguren.
26. Steinzellkonkretionen im Fruchtfleisch beerentragender Solanaceen und deren systematische Bedeutung. ENGLERs Bot. Jahrb. Bd. 45, 1911, S. 483—507. Mit Tafel III.
27. Revision der Gattung *Polylepis* ENGLERs Bot. Jahrb. Bd. 45, Heft 5, 1911, S. 564—656. Mit Tafel IV—X sowie einer Verbreitungskarte und 16 Figuren im Text.
28 Weitere Untersuchungen über die Gattung *Acaena* FEDDE, Repert. X, 1912, S. 489—501.
29. Solana nova vel minus cognita I. FEDDE, Repert. X, 1912, S. 529—576.
30. Dasselbe II; daselbst XI, 1912, S. 1—18.
31 Dasselbe III; daselbst XI, 1912, S. 202—237.
32. Dasselbe IV; daselbst XI, 1912, S. 241—260.
33. Dasselbe V; daselbst XI, 1912, S. 349—394.
34. Dasselbe VI; daselbst XI, 1912, S. 431—473.
35. Dasselbe VII; daselbst XI, 1912, S 481—491.
36. Dasselbe VIII; daselbst XI, 1912, S. 561—566.
37. FRANZ BUCHENAU (Nachruf). Ber. d. Deutschen Bot. Ges. XXX, 1912, Generalversamml.-Heft 1913 S 95, 115
38. Solana nova vel minus cognita IX. FEDDE, Repert. XII, 1913, S. 1—10.
39. Dasselbe X; daselbst XII, 1913, S. 49—90
40. Dasselbe XI; daselbst XII, 1913, S. 136—162. Mit 2 Tafeln.
41. Varietates Brayerae anthelminticae; daselbst XII, 1913, S 378.
42. Solana nova vel minus cognita XII; daselbst XII, 1913, S 433—467.
43. Über verschiedene Varietäten der *Polylepis australis* FEDDE, Rep. XII, 1913, S. 477—479.
44. Eine neue Unterart der *Acaena polycarpa* Griseb.; daselbst XII, 1913, S. 480
45 Eine neue *Parmelia* (*subgeneris Hypogymnia*) aus der argentinischen Provinz Salta; daselbst XII, 1913, S. 515.
46. Solana nova vel minus cognita XIII. FEDDE, Rep. XII, 1913, S. 542—555.
47. Solana africana I. ENGLERs Bot. Jahrb. Bd. 49, Heft 5, 1913, S. 560—569.
48. Solana peruviana, aequatoriana, boliviana; daselbst Bd. 50, 1913, Beibl. Nr. 111, S. 58—67.

49. Solana nova vel minus cognita XIV. FEDDE, Repert. XIII, 1914, S. 88—103.
50. Dasselbe XV; daselbst XIII, 1914, S. 169—173.
51. Weitere Untersuchungen über das Vorkommen von Steinzellkonkretionen im Fruchtfleisch beerentragender Solanaceen. Abh. Naturw. Ver. Bremen XXIII, Heft 1, 1914, S. 114—163. Mit 10 Figuren im Text.
52. *Solanum morelliforme*, eine baumbewohnende Verwandte der Kartoffel. (Nebst allgemeinen Bemerkungen über die Sektion *Tuberarium*.) Daselbst XXIII, Heft 1, 1914, S. 225—239. Mit 5 Tafeln und 2 Figuren im Text.
53. Grabowskia Schlchtdl. genus Solanacearum in subgenera duo divisum. FEDDE, Repert. XIII, 1914, S. 295, 296.
54. Acaenae nonnulae Argentinae. FEDDE, Repert. XIII, 1914, S. 346, 347.
55. *Margyricarpus setosus* R. & Pav. subsp. *digynus* Bitt. in CARL SKOTTSBERG, Studien über die Vegetation der Juan Fernandez-Inseln. Kungl. Svenska Vetenskaps Akad. Handl. Bd. 51, Nr. 9, 1914, S. 9.
56. In der Abhandlung von L. WITTMACK: Einige neue *Solanum*-Arten aus der *Tuberarium*-Gruppe. ENGL. Bot. Jahrb. Bd. 50, Suppl.-Bd., 1914, rühren Seite 546 (von der Mitte an) bis 555 (Schluß) ausschließlich von BITTER her.
57. Solanaceae andinae. ENGL. Bot. Jahrb. Bd. 54, Heft 3, Beibl. Nr. 119, 1916, S. 5—17.
58. Eine verkannte *Withania* aus Somalland; daselbst Bd. 54, Heft 4, 1917, S. 345, 346.
59. Solana nova vel minus cognita XVI. FEDDE, Repert. XV, 1917, S. 93—98.
60. Solana africana II. ENGL. Bot. Jahrb. Bd. 54, Heft 4 und 5, 1917, S. 416—506.
61. Die papuasischen Arten von *Solanum*; daselbst Bd. 55, Heft 1, 1917, S. 59—113. Mit 5 Figuren im Text.
62. Untersuchungen über Solanaceen; daselbst Bd. 55, Heft 1, 1917, Beibl. Nr. 121, S. 7—12. Mit Tafel I—VI.
63. Solanaceae quattuor austro-americanae adhuc generibus falsis adscriptae. FEDDE, Repert. XV, 1918, S. 149—155.
64. BUCHENAUs Flora von Bremen und Oldenburg. Achte veränderte und verbesserte Auflage, herausgegeben von Prof. Dr. GG. BITTER, Leipzig. M. HEINSIUS Nachflgr., 1919, VIII und 344 Seiten. Mit 97 in den Text gedruckten Abbildungen. — Schon an der VII. Auflage hatte Dr. BITTER in Verbindung mit dem damaligen Herausgeber Dr. W. O. FOCKE zu gleichen Teilen mitgewirkt.
65. ERNST LEMMERMANN (Nachruf). Abh. Naturw. Ver. Bremen XXIV, Heft 2, 1919/20, S. 273—291. Mit einem Bildnis im Text.
66. Die Gattung *Lycianthes*. Vorarbeiten zu einer Gesamtschrift. Abh. Naturw. Ver. Bremen XXIV, Heft 2, 1919/20, S. 292—520. Mit 5 Abbildungen im Text.
67. Solana nova vel minus cognita XVII. FEDDE, Repert. XVI, 1919, S. 10—15.
68. Dasselbe XVIII; daselbst XVI, 1919, S. 79—103.
69. Dasselbe XIX; daselbst XVI, 1920, S. 389—409.
70. *Discopodium penninervium* Hochst. var. *Holstii* (Damm.) Bitt., eine verkannte Pflanze aus Deutsch-Ostafrika. ENGLERs Bot. Jahrb. Bd. 57, Heft 1, 1920, S. 15—17.
71. Eine neue *Solanum*-Art von den Marianen; daselbst Bd. 56, 1921, S. 559—560.
72. Solana africana III; daselbst Bd. 57, Heft 2, 1921, S. 248—286.
73. „*Solanum*“ in FRITZ SARASIN & JEAN ROUX, Nova Caledonia. B. Botanik von HANS SCHINZ & A. GUILLAUMIN Vol. I Livr. III, Berlin und Wiesbaden, C. W. KREIDELs Verlag 1921. 4°. S. 221—228.

74. Beschreibung von *Solanum* (*Morella*) *insulae-paschalis* Bitt. in CARL SKOTTSBERG The Natural History of Juan Fernandez and Easter Island Vol. II, Upsala 1921, S. 78—80; ferner Diagnosen und ergänzende Bemerkungen zu *Acaena masafuerana* Bitt., *A. ovalifolia* R. et P. subsp. *australis* Bitt. u. var. *insulae-exterioris* Bitt. und *Acaena argentea* R. et P., *Margyricarpus setosus* R. et P. subsp. *digynus* Bitt. (*Margyracaena Skottsbergii* Bitt. nov. gen. et spec. hybr.); daselbst S. 130—137. — Endlich: *Solanum Robinsonianum* Bitt. und *S. Masafueranum* Bitt; daselbst S. 166—168.
75. Ein Gattungsbastard zwischen *Acaena* und *Margyricarpus*: *Margyracaena*. FEDDE, Repert. XVII, 1921, S. 239—243.
76. Zur Gattung *Cacabus* Bernh.; FEDDE, Repert. XVII, 1921, S. 243—245.
77. Eine verkannte *Hebecladus*-Art und ihre Bedeutung für die Stellung der Gattung in der Tribus der Solaneae. FEDDE, Repert. XVII, 1921, S. 246—251.
78. *Cyphomandra dolichocarpa* Bitt. nov. spec. FEDDE, Repert. XVII, 1921, S. 327, 328.
79. Aufteilung der Gattung *Barsovia* (im DUNALschen Sinne) zwischen *Solanum*, *Capsicum* und *Lycianthes*. FEDDE, Repert. XVII, 1921, S. 328—335.
80. *Bidens Purpusorum* Bitt. et Petersen nov. spec.; daselbst XVII, 1921, S. 335—338.
81. Gliederung der Gattung *Saracha* und zur Kenntnis einiger ihrer bemerkenswerten Arten I.; daselbst XVII, 1921, S. 338—346.
82. Additamenta ad genus Cyphomandram I.; daselbst XVII, 1921, S. 346—355.
83. Eine neue wilde Kartoffel aus Peru, *Solanum* (*Tuberarium*) *chomatophilum* nov. spec.; Abh. Naturw. Ver. Bremen XXV Heft 2, 1922. S. 246—248.
84. Zur Gattung *Physalis* I. FEDDE, Repert. XVIII, 1922, S 5—7.
85. Solana nova vel minus cognita XX. FEDDE, Repert. XVIII, 1922, S. 49—71, 301—309.
86. Zur Gliederung der Gattung *Saracha* und zur Kenntnis einiger ihrer bemerkenswerten Arten II. Ebenda S. 99—112.
87. Ein neues *Capsicum* aus der Sektion *Decameris*. Ebenda S. 126—127.
88. Ergänzung zur Gattung *Acaena*. Ebenda S. 127—128.
89. *Sesseopsis vestioides* (Schlechtd.) Bitter nov. comb. Ebenda S. 225—227.
90. Ergänzungen zu *Lycianthes* I. Ebenda S. 314—321.
91. Zur Gliederung der Gattung *Saracha* und zur Kenntnis einiger ihrer bemerkenswerten Arten III. FEDDE, Repert. XIX, 1924, S. 265—270.
92. Zur Gliederung der Gattung *Saracha* und zur Kenntnis einiger ihrer bemerkenswerten Arten IV. Ebenda S. 362—364
93. Ergänzungen zu *Lycianthes* II. Ebenda S. 364—369.
94. Zur Gattung *Physalis* II. Ebenda S. 369—372.
95. Weitere Untersuchungen über *Hebecladus* I. Ebenda S. 372—378.
96. *Capsicum guatemalense* Bitter nov. spec. Ebenda S. 377—378.
97. *Aenistes dolichostylus* Bitter nov. spec. FEDDE, Repert. XXI, 1925, S. 85—86.
98. Additamenta ad genus Cyphonandrum II. Ebenda S. 368.
99. Flora von Bremen und Oldenburg. Neunte veränderte und verbesserte Auflage, herausgegeben zusammen mit Dr. BR. SCHÜTT. Bremen 1927.

Karl Giesenhagen.

Von
G. DUNZINGER.

(Mit Bildnistafel.)

Geheimrat o. ö. Universitätsprofessor Dr. KARL GIESENHAGEN ist am 7. April gestorben, das war die Trauerbotschaft, die wie ein Schatten in die schönen Tage des Osterfestes 1928 fiel, für alle jene, welche ihm im Leben nahegestanden hatten.

KARL GIESENHAGEN entstammte einer Familie aus Mecklenburg, deren Geschichte sich weit zurückverfolgen läßt. Er selbst hatte große Freude an der Familienforschung und hat bis ins 13. Jahrhundert zurück die Lebensläufe seiner Ahnen klarlegen können. Im Jahre 1352 taucht der Name GIESENHAGEN als Ortsname in Hessen auf. Der erste evangelische Pfarrer in Mecklenburg war ein GIESENHAGEN. Er ist ein Schüler LUTHERs gewesen. Manch tüchtiger Pfarrer, also Führer auf geistigem Gebiet, war unter seinen Vorfahren.

In dem kleinen Landstädtchen Teterow in Mecklenburg kam er am 18. Juni 1860 zur Welt.

Beide Eltern waren glückliche Menschen, Frohnaturen alle beide. Zu drei Brüdern und einer Schwester kam der kleine KARL als 5. Kind zur Welt, und Freude herrschte über die Ankunft des neuen Weltbürgers. Der kleine KARL wurde der Liebling der Eltern, insbesondere seiner Mutter. „Der KARL wird einmal etwas besonderes“ sagte sie oftmals, mehr wohl in mütterlicher Liebe als aus prophetischer Begabung.

Ein schönes Land ist es, wo er aufwuchs; Äcker und Wiesen, Hochwald und Moor, Bächlein, Teich und See, liegen dort nahe beieinander, und in der schulfreien Zeit hat er mit seinen Kameraden die Gegend durchstreift, und es regte sich in ihm schon damals der Forschertrieb. In der Einleitung seines Buches „Auf Java und Sumatra“ schreibt er selbst: „Was konnte es für uns Schöneres geben, als gleich den Entdeckern und Forschungsreisenden, deren abenteuerreiche Fahrten in den Urwäldern ferner Länder uns unsere Jugend-Literatur in leuchtenden Farben schilderte, umherzustreifen in Wald und Flur und alles was da lebt und webt mit Forscherblick zu untersuchen. Ich genieße noch heute in der Erinnerung die große Freude, die wir empfanden, als wir im

Felde unter Busch und Gestrüpp eine verlassene mit Wasser gefüllte Tongrube entdeckten, in der es große gelbrandige Wasserkäfer zu suchen gab, und in der von Zeit zu Zeit ein Salamander auftauchte, um Luft zu schöpfen und dann wie träumend, bewegungslos in die Tiefe des Wassers zurückzusinken. Tausend Wunder. Die Eindrücke, die ich so in früher Jugend empfangen habe, sind für mich sehr nachhaltig gewesen. Sie haben bestimmend auf meinen Lebensweg eingewirkt, und mit der Lust und Freude am Untersuchen und Forschen ist mir aus jenen Kindertagen der Wunsch überkommen, einmal hinausziehen zu dürfen in die weite Welt und die Wunder zu schauen, welche die üppigere Natur der heißen Erdstriche in unerschöpflicher Fülle gebiehrt." Aber zwischen dem im Herzen aufsteigenden Wunsch bis zur Erfüllung der Sehnsucht lag ein weiter mühsamer Weg. Mit Unterstützung von Verwandten konnte er, nachdem er die Volksschule hinter sich hatte, in dem seiner Heimat nahen Güstrow das Domgymnasium beziehen. Außer seiner Arbeit für die Schule mußte er durch Stundengeben sich Mittel verschaffen für die weitere Arbeit.

Als er aber das Einjährigenzeugnis erlangt hatte, wollten die Verwandten, die ihn bisher mit Mitteln zum Besuche des Gymnasiums unterstützt hatten, daß er Kaufmann werden sollte. Dieser Beruf schien aber dem wißbegierigen jungen KARL wenig befriedigend, und er zog es vor, selbständig seinen Lebenslauf zu bestimmen, und von der Schule weg wurde er Hauslehrer von 1879—81. In dieser Zeit hat er seine Pflichten als Lehrer gut erfüllt und durch fleißiges Studium sich so weitergebildet, daß ihm 1881 vom Ministerium genehmigt wurde, zu seinen früheren Kameraden im Gymnasium zu Güstrow in die Oberprima wieder einzutreten und mit ihnen das Absolutorium abzulegen. Die Mittel zu diesem Studium hatte er sich selbst in zweijähriger Hauslehrerzeit zusammengespart. Als er das Gymnasium absolviert hatte, war er wieder als Hauslehrer tätig, und mit eisernem Fleiß und durch Sparsamkeit brachte er das nötige Geld für das weitere Studium zusammen. Er mußte aber in den Hochschulferien immer wieder als Hauslehrer arbeiten und sein Studium auch öfters unterbrechen. Zunächst war es die Universität seiner Heimat Rostock, an der er sich mit allgemein-naturwissenschaftlichen Studien befaßte, um dann immer mehr sich dem Studium der Biologie und der Botanik zuzuwenden. In Berlin bei PRINGSHEIM und SCHWENDENER erwarb er sich ein tiefgehendes Wissen. Bei SCHWENDENER in Berlin arbeitete er über das Wachstum der Cystolithen von *Ficus elastica* und erwarb mit dieser Arbeit an der

Universität Marburg im Jahre 1889 den Doktortitel. Nachdem er bei PRINGSHEIM, für den er eine große Verehrung im Herzen bewahrte, Assistent gewesen war, habilitierte er sich mit 30 Jahren an der Universität Marburg für das Lehrgebiet der Botanik. Dort kam er mit GOEBEL, der damals in Marburg Professor war, zusammen, und mit ihm siedelte er schon 1891 bei dessen Berufung nach München über. Dort hat er die Stelle eines Kustos am Kryptogamenherbarium bekleidet. Es zeigte sich schon gleich sein hervorragendes Organisationstalent. In kurzer Zeit war das ganze Herbarium neu geordnet, namentlich Farne und Moose. Es wurde eine Demonstrationssammlung für die Vorlesungen neu angelegt, der Grund für eine Schausammlung geschaffen und Demonstrationsmaterial in Form von Tafeln entstand unter seiner Leitung. Bei der Beschäftigung mit dem reichen Farnmaterial wurde wohl auch in ihm die besondere Freude an dem Formenreichtum der Farnwelt geweckt, die ihn immer wieder anzog, und von der er neben dem Altmeister CHRIST wohl der beste Kenner gewesen ist.

Am 5. April 1894 schloß er den Ehebund mit HEDDY VON SCHMIDT aus Marburg, die während 34 Jahren eine liebende, treubesorgte und von ihm heißgeliebte Frau gewesen ist. Sie hat ihm zwei Söhne und eine Tochter geschenkt.

Der Traum seiner Jugend ging in Erfüllung, als er im Jahre 1899 als erster unter den deutschen Botanikern mit dem Buitenzorg-Stipendium bedacht wurde und damit während 9 Monaten eine Reise nach dem Malayischen Archipel unternahm. Neben der Aufgabe, den tropischen Nutzpflanzen und der Methode ihres Anbaues seine Aufmerksamkeit zu widmen und Samen und lebende Pflänzchen von solchen nach Hause zu bringen, sollte die Tropenreise eine Gelegenheit sein, durch eigene Anschauung sichere Vorstellung zu gewinnen von dem Pflanzenleben der heißen Länder, was bei wissenschaftlichen Arbeiten und beim Unterricht die Grundlage jedes tieferen Verständnisses bilden muß.

Der äußere Gewinn dieser Tropenfahrt war ein reiches Material an botanisch-interessanten Objekten, welche die Sammlungen des botanischen Museums in München bereicherten, und eine schöne Farnsammlung. Der innere Gewinn für ihn selber, der mit klarem Auge und voll Wißbegierde in die Welt sah, war ein außerordentlicher. Er schöpfte gar vielerlei Anregungen aus den Beobachtungen, die er ständig in der reichen Pflanzenwelt machen konnte, und die er in späteren Arbeiten verwertet hat. Zunächst aber kam unter dem frischen Eindruck der Reise ein Buch zustande,

bei dessen Niederschrift er diese Reise noch einmal im Geiste durchlebte, und das so recht geeignet ist, den Menschen Giesenhagen kennenzulernen. „Auf Java und Sumatra“, Streifzüge und Forschungsreisen im Lande der Malayen. Leipzig, B. G. Teubner, 1902. Es sind nicht die wissenschaftlichen Ergebnisse einer Tropenreise, die darin zur Darstellung kommen, es werden schlicht und doch begeisternd geschildert die Schönheiten des Landes und seiner Vegetation, aber auch das Leben und Treiben der Menschen dort, wo der Weiße mit den Farbigen zusammenkommt, und wo an den stillen Ufern der Flüsse der Eingeborene noch in seinem Pfahlbaudorf lebt. Alles was da geschildert wird, gewinnt Leben, so daß man es miterlebt, sei es eine Wanderung im Urwald, sei es der Besuch eines Vulkanes oder eines alten indisch-malayischen Tempelbaues, eines Eingeborenentheaters oder der stillen Laboratorien mitten im Urwald. Aber überall bei der Schilderung all dieser Dinge, vor allem aber bei der Schilderung der Menschen offenbart sich am besten und schönsten das eigene Wesen des Schilderers, und keine Lebensbeschreibung vermag sein Bild so gut zu zeichnen, wie er es selbst in diesem Buche getan hat, dessen größter Wert eben in dieser zwischen den Zeilen stehenden Selbstbiographie liegt. Im Jahre 1901 wurde er zum a. o. Professor ernannt; im Jahre 1906 starb der Botaniker O. Harz, Professor der Botanik und Pharmakognosie an der vormals tierärztlichen Hochschule in München. An seine Stelle wurde im Jahre 1907 Giesenhagen als o. Professor an das Botanische Institut daselbst berufen. Er hatte dort Vorlesungen über allgemeine Botanik, systematische Botanik, Pharmakognosie und über Futter- und Giftpflanzen abzuhalten. Als später die tierärztliche Hochschule als eigene Fakultät der Universität angegliedert wurde, wurde er o. ö. Universitätsprofessor. Zugleich mit der Professur an der tierärztlichen Fakultät wurde ihm auch ein Lehrauftrag für Botanik an der Technischen Hochschule München erteilt. Schon O. Harz, der sich an der Technischen Hochschule habilitiert hatte, ehe er an die tierärztliche Hochschule berufen wurde, hatte seit 1885 dort auch den Botanischen Unterricht erteilt. Aber es waren an der tierärztlichen Hochschule wenige, an der Hochschule fast gar keine Hilfsmittel für den botanischen Unterricht vorhanden. Es fehlte an Demonstrationsmaterial, Sammlungen und Tafeln. Für den praktischen Unterricht standen nur wenige Mikroskope und ein wenig geeigneter Raum zur Verfügung. Zunächst hat nun Giesenhagen das botanische Institut der tierärztlichen Fakultät durch Errichtung einer Sammlung für die

Vorlesungen in allgemeiner Botanik und durch Anlegung einer großen Drogensammlung für den Unterricht in Pharmakognosie bereichert. Es kam dazu eine große Zahl von Demonstrationstafeln, die auf seine Veranlassung geschaffen wurden. Er war stets darauf bedacht, daß die Studierenden nicht nur durch das Ohr aufnehmen, sondern auch durch das Auge. Während an der tierärztlichen Fakultät wenigstens eine Reihe von Zimmern für ein botanisches Institut zur Verfügung stand, entbehrte die Technische Hochschule ein solches Institut gänzlich. Da war es nun GIESENHAGENs Bestreben, die Wichtigkeit des botanischen Unterrichts für die Studierenden fast aller Abteilungen der Technischen Hochschule darzutun. Es gelang ihm bald, das Lehrerkollegium zu überzeugen. Mit wunderbarem Organisationstalent hat er es verstanden, in jahrelanger rastloser Arbeit für die Technische Hochschule ein botanisches Institut zu schaffen. Zuerst war es provisorisch in einer Privatvilla des bereits der Technischen Hochschule gehörigen Grundstückes untergebracht. Selbst hat er da Plastilinmodelle gefertigt und Präparate für eine Demonstrationssammlung hergerichtet und mitgeholfen, ein Herbarium zusammenzutragen. Der beim Hause gelegene Garten mit kleinem Gewächshaus war bald ein kleiner botanischer Garten geworden. Aber Haus und Garten mußten einem Neubau der Technischen Hochschule weichen. Für das botanische Institut wurden vorübergehend in einem nahegelegenen Privathaus Räume gemietet. In dem Neubau der Technischen Hochschule wurden Räume für ein botanisches Institut geschaffen, und er hat bei der Gestaltung derselben selbst beratend und entwerfend mitgewirkt. So ist durch ihn aus dem Nichts durch seine rastlosen Bemühungen und seine Arbeit und dadurch, daß ein Teil der für den Neubau zur Verfügung gestellten Mittel für die Botanik Verwendung fanden, ein Institut geschaffen worden, das, wenn auch klein, doch zur Zeit den Bedürfnissen des botanischen Unterrichts an der Technischen Hochschule entspricht. Demonstrationssammlung, Herbar, Drogensammlung, zahlreiches Tafelmaterial, Lichtbildersammlung sind für die Vorlesungen vorhanden. An Stelle der wenigen schlechten Mikroskope, mit denen in schlecht beleuchteten Zimmern unter O. H. noch das mikroskopische Praktikum abgehalten werden mußte, ist heute ein mustergültiger Mikroskopiersaal getreten, in dem beinahe 50 Studierende gleichzeitig arbeiten können. Zu Kulturzwecken und zur Aufzucht des in den Vorlesungen nötigen Pflanzenmaterials und zu Versuchszwecken ist auch ein kleines Gewächshaus vorhanden. Da ein botanischer Garten bei der Hochschule fehlt, wurden auf seine

Anordnungen Blumentische aufgestellt, auf denen im Sommer jeweils wöchentlich etwa 40 Pflanzen der heimischen Flora zur Ausstellung kommen, so daß die Studierenden im Laufe des Sommers die wichtigsten Pflanzen der heimischen Flora auf bequeme Weise kennenlernen können. Das botanische Institut der Technischen Hochschule ist ganz und gar seine Schöpfung. Und die Hochschule wird es ihm danken, daß nunmehr die Studierenden dort das geistige Rüstzeug finden können und die praktische Hilfe, die sie zur Ausbildung nötig haben.

Vielfach wurden seine reichen Kenntnisse, sein Organisationstalent und seine unermüdliche Arbeitskraft auch außerhalb der Hochschulen in Anspruch genommen. Viele Jahre hindurch hat er in selbstloser Hingabe an der Hauptleitung des Deutschen und Österreichischen Alpenvereins sich beteiligt, von 1907—1909 gehörte er dem Münchner Zentral-Ausschuß an, und als Mitglied und langjähriger Vorsitzender des wissenschaftlichen Unterausschusses hat er die wissenschaftlichen Sammlungen des Deutsch-Österreichischen Alpenvereins betreut und bereichert. Im Alpinen-Museum z. B. hat er die botanische Abteilung ins Leben gerufen.

In öffentlichen Vorträgen hat er oft sein Wissen, vor allem aber die Kunst der Rede, die ihm eigen war, in den Dienst der Allgemeinheit gestellt. Der Verein für Naturkunde, dessen I. Vorsitzender er lange Jahre gewesen ist, und der Volkshochschulverein sind ihm dafür dankbar. Die geographische Gesellschaft, der polytechnische Verein, die Bayerische botanische Gesellschaft und die Gartenbaugesellschaft haben ihn als Vortragenden gehört. Auch im Verein „Deutsches Museum“ war er Mitglied und hat seinen Rat und seine Hilfe gern geliehen. Während einer großen Spanne Zeit, während 21 Jahren, hat GIESENHAGEN als Universitätsprofessor außerordentlich segensreich gewirkt. Die Kollegen ehrten ihn dadurch, daß sie ihm die Würde und das Amt eines Dekans und Senators übertrugen. Im Jahre 1926 erfolgte seine Ernennung zum Geheimen Regierungsrat. In dieser Zeit hat er eine segensreiche Lebensarbeit vollbracht als Forscher und als Lehrer.

Seine Forschertätigkeit begann er unter SCHWENDENERs Leitung mit einer Arbeit über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute, also einer anatomischen Arbeit. Schon in seiner gleich darauf folgenden Habilitationsschrift, „Die Hymenophyllaceen“, sehen wir ihn beschäftigt mit der Pflanzengruppe, die ihn zeitlebens am meisten beschäftigt hat, mit den Farnen. Freilich war die Beschäftigung mit den Farnen sehr verschiedener Art. Nie war sie

rein systematisch, immer trat das biologische Moment in den Vordergrund. So in den Arbeiten über hygrophile Farne, in der Monographie über die Hymenophyllaceen und *Niphobolus*. Mit Mißbildungen an Farnwedeln beschäftigten sich: 15. Über einige Pilzgallen an Farnen; 25. Über Hexenbesen an tropischen Farnen; 36. Über zwei Tiergallen an Farnen; 47. Über gallenartige Bildungen an *Antrophium semicostatum*; 48. Entwicklungsgeschichte einer Milbengalle an *Nephrolepis biserrata*. Diese Beschäftigung mit den Mißbildungen an den Farnwedeln ist der Ausgangspunkt gewesen für den Gedanken, den Ursachen der Veränderungen nachzuspüren und zu versuchen, die Entwicklung des Farnwedels durch Änderung der Ernährungsverhältnisse, Behinderung der Assimilationstätigkeit usw. zu beeinflussen: 50. Über einen seltenen Farn der Flora von Ceylon; 52. Gestaltung des Wedels von *Pteris ensiformis*; 57. *Asplenium viride* Huds. forma *daedalum*.

Den Algen hat er gleichfalls einen großen Teil seiner Forscherarbeit gewidmet: 6. Die bayerischen Characeen und eine Reihenfolge von Untersuchungen über Characeen, die in der Flora 1896 bis 1901 und 1902 bei Elwert, Marburg, zusammengefaßt erschienen sind. Den Moosen galt eine längere Arbeit: 39. Die Moostypen der Regenwälder. Viel hat er sich auch mit Pilzen beschäftigt: 11. Die Entwicklungsreihen der parasitischen Exoasceen; 22. *Taphrina, Exoascus* und *Magnusiella*; 29. *Sorica Dusenii* n. gen. und spez.; 30. *Capnodium maximum*; 35. Bemerkungen zur Pilzflora in Bayern. Seine gründliche Kenntnis der heimischen Pilzflora wurde häufig auch in Anspruch genommen bei der Begutachtung von Pilzproben, die auf den Markt kamen. Darauf beziehen sich die „Bemerkungen zur Überwachung des Verkehrs mit Speisepilzen“, 28, und „Trüffeln als Speisewürze in Fleischwaren des Handels“, 40. In langjähriger Praxis hat er sich auch mit der Kenntnis der holzzerstörenden Pilze vertraut gemacht und ist schließlich in Bayern und darüber hinaus der Hauptsachverständige in Hausschwammangelegenheiten geworden. Leider hat er die gesammelten Erfahrungen nicht schriftlich niedergelegt. Ein Problem hat ihn lange beschäftigt: „Die Anlage der Zellwand bei der Teilung der Zellen.“ Eine längere Studie darüber hat er 1905 bei Grub veröffentlicht. Die dort niedergelegten Ansichten sind nicht unwidersprochen geblieben, weshalb er in einer zweiten Arbeit: „Richtung der Teilungswand in Pflanzenzellen“, 37, seine Ansicht verteidigte und durch eine Reihe sehr hübscher, auch für die Vorlesung geeigneter Versuchsanstellungen zu stützen suchte. Eine recht schöne und weittragende Entdeckung war auch die, welche in der

Schrift „Kieselgur als Zeitmaß für eine Interglacialzeit“ von ihm veröffentlicht wurde, 54.

Zahlreich sind auch die mehr populär gehaltenen Aufsätze schriftlich niedergelegter Vorträge, die er in verschiedenen Gesellschaften gehalten hat. Vollständig vergriffen ist leider seine Reiseschilderung „Auf Java und Sumatra“, 27. Seine Lehrbefähigung hat er aufs Glänzendste bewiesen bei der Abfassung seines Lehrbuches, das im Jahre 1894 in erster Auflage erschien. Kurz bevor ihn die Krankheit ans Bett fesselte, hat er noch mit Aufbietung aller Kraft die letzte 10. Auflage niedergeschrieben. Klar und sachlich einprägsam in schöner Sprache ist es das Muster eines Lehrbuches.

Zur Forscherarbeit blieb ihm bei seiner Tätigkeit an zwei Hochschulen wenig Zeit, und es zeugte von ungeheurem Fleiße und Liebe zur Sache, daß er eine so große Anzahl schöner Arbeiten der Wissenschaft hat schenken können.

Mit ganzer Seele aber war er Hochschullehrer und war dazu geschaffen wie wenige. Schon das Äußere seiner Persönlichkeit zwang den, der ihm begegnete, in seinen Bann. Er gehörte zu den auffälligsten Erscheinungen der Münchener Gelehrtenwelt: Eine hohe, fast hagere Gestalt, ein Kopf mit scharf ausgeprägten durchgeistigten Zügen, umwallt von langem Barte, unter buschigen, stark vorgewölbten Augenbrauen tiefblaue Augen, die Spiegel einer klaren, lichten, liebevollen und freudevollen Seele. Die Quelle dieser Freude war für ihn die Beobachtung der Natur und aus dem Wunsche, auch andere an dieser Freude teilnehmen zu lassen, wurde die Fähigkeit geboren, die ihn zum vorbildlichen Lehrer für die studierende Jugend machte. Dazu kam noch die seltene Begabung der künstlerischen Handhabung der Sprache in Wort und Schrift. Was er sprach, war nicht nur klar durchdacht, es war auch so einprägsam und klang so wohllautend, daß es den Hörer fesselte und für ihn ein Genuß war. Begeistert saßen die Studierenden im Hörsaal und einige Tausend sind es, die sich seines Vortrages als eines der schönsten ihrer Studienzeit stets dankbar erinnern werden.

Und wie schön war's gar auf den botanischen Lehrausflügen, die Sonnabend und Sonntag in die Umgebung Münchens ins Moor, ins Gebirge oder weiter in den Bayerischen Wald, oder an Pfingsten nach dem Gardasee, Venedig und Triest führten. Mancher hat da wohl die schönste Reise seines Lebens unter seiner Führung gemacht. Da war er nicht nur der Lehrer, der in allen wissenschaftlichen Dingen auf alle Fragen Bescheid gab und auf jede neue Pflanzen-

erscheinung, auf jede Merkwürdigkeit aufmerksam machte, da war er der gute ältere Kamerad, mit dem sich jeder auch über andere Dinge, nicht nur über Botanik unterhalten konnte. Nicht nur Vermittler wissenschaftlicher Kenntnisse wollte er den Studierenden sein, ihm war darum zu tun, daß das Studium den jungen Menschen auch seelisch bereichere, daß ihm durch die Beschäftigung mit den Wissenschaften vom Leben, deren schönste ihm die Botanik erschien, eine eigene Weltanschauung sich aufbaue. Wie ein Vater war er den Studierenden, und vertrauensvoll kamen sie in manchen Nöten, von ihm Rat und Unterstützung zu erbitten. Nie hat ihn wohl einer ohne Rat und ohne Hilfe verlassen. Seiner Frohnatur entsprach es, daß er auf dem Marsche gerne singen hörte und selbst mitsang. „Durch Feld- und Buchenhallen“ oder „Wem Gott will rechte Gunst erweisen“ sang man auf dem Marsche, und wenn dann nach getaner Arbeit die Quartiere bezogen waren, dann war man noch lange fröhlich beisammen. Er selbst ergriff die Guitarre und sang alle schönen, alten Studentenweisen, und in der Erinnerung an frühere Zeiten wurde er mit den Jungen wieder jung und war unter den Frohen der Fröhlichste. Die Jungen merkten es, und zu dem Respekte, den sie vor dem Lehrer hatten, zog die Liebe zu ihm in ihre Herzen. Glücklich der, der solche Exkursionen mit ihm hat machen dürfen. Es war sicherlich nicht nur ein wissenschaftlicher Gewinn, den er daraus gezogen hat, sie waren für die meisten ein inneres Erlebnis, das fürs ganze Leben einen nachhaltigen Eindruck hinterläßt.

Und wie die Studierenden, so standen auch die mit und unter ihm Arbeitenden im Banne seiner Persönlichkeit. Seine nimmer ermüdende Arbeitskraft, sein freudiger Arbeitseifer haben alle mitgerissen und angefeuert zu angestrengtester Pflichterfüllung. Dabei hat er nur Anregungen gegeben, Wünsche geäußert, nie befohlen. Aber sein liebevolles Entgegenkommen und die Beobachtung, daß er Sorge trug um den, der mit ihm in Beziehung stand, haben jeden soweit gebracht, daß er sein Äußerstes an Arbeit hergab. Jeder unausgesprochene Wunsch wurde ihm von den Augen abgelesen und man trachtete, ihn möglichst gut zu erfüllen. Mit großer Liebe hing er an seiner Heimat. Er ist zeitlebens ein guter Mecklenburger geblieben, und die Laute seiner Muttersprache drängten sich ihm oft auf die Lippen, gerade dann, wenn er so recht guten Mutes war. Manch' plattdeutsche, humorvolle Geschichte bekam man dann zu hören. In München und seiner seenreichen Umgebung, die ihn wohl an sein Geburtsland erinnerte, hat er sich immer wohl gefühlt, und da hat er eine zweite Heimat gefunden.

Vor allem war er ein kerndeutscher Mann. Als 1914 der Krieg uns aufgezwungen wurde, war er gleich den Besten überzeugt, daß wir diese Not sicher überwinden würden. Opferwillig stellte er damals sein Heim in Schaftlach als Krieger-Genesungsheim zur Verfügung. Er hat so manchem, der dort zur Erholung von seinen im Felde erlittenen Verwundungen weilte, den gesunkenen Lebensmut durch freundlichen Zuspruch und hilfreiches Eingreifen wieder gehoben. Die Ersparnisse aus seiner Lehrtätigkeit mußte auch er auf dem Altar des Vaterlandes opfern, und er mußte auch das schwerste Opfer bringen, das es für einen liebenden Vater gibt: Sein ältester Sohn KLAUS zog ins Feld, frisch und jung und mutvoll und kehrte nicht wieder. Als Erschwerung kam noch hinzu, daß er vermißt gemeldet wurde. Eine lange Spanne Zeit verging in Hangen und Bangen, bis das, was traurige Vermutung war, zur Gewißheit wurde. Wohl fühlte man damals den tiefen Schmerz, der sein Inneres durchwühlte, aber nie hörte man eine Klage. Er verschloß seinen Schmerz vor anderen.

Um so schwerer hat er dann das Ende des Krieges empfunden. Es war ihm etwas fast Unbegreifliches, was damals geschah, aber er hat niemals die Hoffnung aufgegeben, daß es der künftigen deutschen Jugend gelingen werde, durch Fleiß und Tüchtigkeit sich den Platz an der Sonne wieder zurückzugewinnen.

Schon im Sommer 1927 machten sich die ersten Anzeichen der Erkrankung bemerkbar. Aber immer noch schaffte er unverdrossen an einer Arbeit über „*Asplenium viride*“, von welchem Farn er zu Anfang des Jahres eine merkwürdige Form gefunden hatte bei einer Gebirgstour, die er ins Karwendel zur Eröffnung der ZEISShütte als Vertreter des Hauptausschusses des Deutschen und Österreichischen Alpenvereins unternommen hatte. Die Arbeit hat er noch auf dem Krankenbette zum Abschluß gebracht. Ihre Veröffentlichung hat er leider nicht mehr erlebt. Seine letzte Kraft setzte er noch an die Fertigstellung der 10. Auflage seines Lehrbuches. Mit Aufbietung seiner ganzen Energie hat er auch im Winter-Semester 1927/28 die Vorlesungen über „Allgemeine Botanik“ noch begonnen, aber die Krankheit verhinderte ihn an der Fortsetzung. Fünf Monate lang lag er, oft von großen Schmerzen geplagt, aber ohne Klage, immer wie es schien voll Hoffnung und für jeden Besuch, für jede Blume, die man ihm brachte, mit strahlenden Augen dankend und auch so noch Freude spendend, bis er am 7. April sanft entschlief.

Als man ihn an einem wunderschönen Frühlingstage die letzte Ehre erwies, ging jeder wohl mit dem Gedanken nach

Hause: Der, von dem wir hier traurig Abschied nahmen, war etwas Besonderes, ein tüchtiger Forscher, ein prächtiger Lehrer, ein guter, aufrechter Mensch. Zu der Trauer aber gesellte sich der Dank gegen das Schicksal, das uns ihm begegnen ließ und mit ihm solange auf dem gleichen Lebenspfad geführt hat! Was er als Forscher erarbeitet hat, wird von bleibendem Werte für die Wissenschaft sein. Sein Geist wird weiter wirken in allen, die mit ihm gearbeitet, bei ihm studiert und mit ihm in Berührung gekommen sind.

Verzeichnis der Veröffentlichungen von K. Giesenhagen.

1. Das Wachstum der Cystolithen von *Ficus elastica*. Ein Beitrag zur Kenntnis des Dickenwachstums vegetabilischer Zellhäute. Dissertation. Flora 1890 H. 3.
2. Die Hymenophyllaceen. Habilitationsschrift. Marburg, Flora 1890.
3. Ein Zeichenpult für den Gebrauch des Mikroskops. Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie und für mikroskopische Technik. Bd. 7. 1890.
4. Die radialen Stränge der Cystolithen von *Ficus elastica*. D. B. G. Bd. 9 H. 3. 1891.
5. Über hygrophile Farne. Flora 1892, Erg.-Bd.
6. Die bayerischen Characeen. Ber. d. Bayer. Bot. Ges. 1892.
7. Myxomyceten oder Schleimpilze. Mitteil. d. Bayer. Bot. Ges. 1892.
8. Über den Einfluß der Kultur auf die Pflanzen. Vortrag in der Bayerisch. Gartenbauges. 1893.
9. Die Entwicklungsreihen der parasitischen Exoasceen. Flora 1895.
10. Lehrbuch der Botanik. WOLFF, München 1894.
11. Die Entwicklungsreihen der parasitischen Exoasceen. Zentralblatt für Bakteriol., Parasitenkunde und Infektionskrankheiten. 1896. Bd. 2.
12. Untersuchungen über die Characeen. I. Die Wurzelknöllchen der Characeen. Flora 1896.
13. Untersuchungen über Characeen. Der Bau der Sproßknoten bei Characeen. Flora 1897.
14. Der Bau der Sproßknoten bei Characeen. Flora 1898.
15. Über einige Pilzgallen an Farnen. Flora 1899.
16. Über Anpassungserscheinungen einiger epiphytischer Farne. Festschr. f. SCHWENDENER 1899.
17. Pteridographische Notizen. H. CHRIST und K. GIESENHAGEN. Flora 1899.
18. Unsere wichtigsten Kulturpflanzen. TEUBNER, Leipzig 1899. 2. Auflage 1907.
19. Das neue botanische Institut zu Peradeniya auf Ceylon. Flora 1900.
20. Über innere Vorgänge bei der geotropischen Krümmung der Wurzeln von *Chara*. B. D. G. Bd. 19. 1901
21. Die Farngattung *Niphobolus*. Monographie. FISCHER, Jena 1901.
22. *Taphrina*, *Exoascus* und *Magnusiella*. Bot. Ztg. 1901.
23. Der Tabaksbau in Sumatra. Bayer. Industrie- und Gewerbeblatt 1902.

24. Untersuchungen über die Characeen. ELWERT, Marburg 1902.
25. Über Hexenbesen an tropischen Farnen. Flora 1902.
26. Zur Biologie der Laubmoose von FRIEDRICH STOLZ. Nach dem Tod des Verfassers veröffentlicht v. K. GIESENHAGEN. 1902.
27. Auf Java und Sumatra. B. G. TEUBNER, Leipzig 1902.
28. Bemerkungen zur Überwachung des Verkehrs mit Speisepilzen. Zeitschr. f. Unters. d. Nahrungs- und Genußmittel sowie der Gebrauchsgegenstände 1903.
29. *Sorica Dusenii.* n. gen. u. n. sp. Ein im Farnsorus lebender Ascomycet. D. B. G. 1904.
30. *Capnodium maximum* B. et C. B. D. G. 1904.
31. Studien über die Zellteilung. GRUB, Stuttgart 1905.
32. Über die Nutzpflanzen tropischer Kolonien. Natur u. Kultur 1906.
33. KARL OTTO HARZ †. 1907.
34. Befruchtung und Vererbung im Pflanzenreich. QUELLE und MEYER, Leipzig 1907.
35. Bemerkungen zur Pilzflora in Bayern. Bayer. Bot. Ges. 1907.
36. Über zwei Tiergallen an Farnen. B. D. G. 1909.
37. Richtung der Teilungswand in Pflanzenzellen. Flora 1909.
38. Die Kieselgur. Bayer. Industrie- und Gewerbeblatt 1910.
39 Die Moostypen der Regenwälder. Ann. d. Jardin bot. d. Buitenzorg. II. Serie. Suppl. III. Festschr. f. TREUB. 1910.
40. Trüffeln als Speisewürze in Fleischwaren des Handels. Zeitschr. für Nahrungs- und Genußmittel 1911.
41. Anzeichen einer Stammesentwicklung im Entwicklungsgang und Bau der Pflanzen i Sammelwerk „Die Abstammungslehre". FISCHER, Jena 1911.
42. Das Blatt. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. FISCHER, Jena 1912.
43 Das Leuchtmoos. Zeitschr. „Der Wald" 1912.
44. „Die Wurzel." Handwörterbuch der Naturwissenschaften. FISCHER, Jena 1913.
45. GIESENHAGEN-HOFFMANN Alpenflora. SCHWEIZERBARTsche Verlagsbuchh. 1914.
46. Die Giftpflanzen der Heimat. Erste Hilfe bei plötzlichen Unfällen und Vergiftungen. MAX HESSE, Leipzig 1914.
47. Über gallenartige Bildungen an *Antrophyum semicostatum.* B. D. G. 1916.
48. Entwicklungsgeschichte einer Milbengalle an *Nephrolepis biserrata* Schott. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik 1917.
49. Unsere Nutzpflanzen und ihre Herkunft. Natur und Kultur 1917.
50. Über einen seltenen Farn der Flora von Ceylon. Ein Beitrag zur Entwicklungsmechanik des Farnwedels. Flora. STAHL-Festschrift 1918.
51. Die Herkunft der deutschen Pflanzenwelt. Natur und Kultur 1920.
52. Die Gestaltung des Wedels von *Pteris ensiformis.* Flora. GOEBEL-Festschrift 1925.
53. Lichtkondensoren bei Farnprothallien. Festschrift f. TSCHIRCH. Flora 1926.
54. Kieselgur als Zeitmaß für eine Interglacialzeit. Zeitschrift f. Gletscherkunde 1925, Bd. XIV.

55. Über Oolithe. Nachgelassenes Manuskript von AUGUST ROTHPLETZ, ergänzt durch eine von ROTHPLETZ testamentarisch veranlaßte biologische Untersuchung recenter Oolithe. — Untersuchungen über die recenten Oolithe aus Quellen von Mescontine. Abh. Bayer. Akad. d. Wissensch. math.-phys. Kl. XXIV, 5. Abh.
56. Über die Forschungsrichtung auf dem Gebiete der Pflanzenmorphologie. Biolog. Centralblatt.
57. *Asplenium viride* Huds. forma *daedalum*. Ein Beitrag zur Entwicklungsmechanik des Farnwedels. Flora 1928.

Wilhelm Johannsen.

Von
E. BAUR.

(Mit Bildnistafel.)

Am 11. November 1927 ist WILHELM JOHANNSEN, korrespondierendes Mitglied der Deutschen Botanischen Gesellschaft, einer der Begründer der experimentellen Genetik, kurz nach seinem 70. Geburtstag in Kopenhagen gestorben. WILHELM JOHANNSEN ist am 3. Februar 1857 als Sohn eines dänischen Offiziers, des späteren Obersten OTTO JOHANNSEN in Kopenhagen geboren. Er entstammte einer nordschleswigschen Familie, die auch verwandtschaftliche Beziehungen zu Deutschland hatte. Im Jahre 1872 verließ er die Realschule in Helsingör, wo sein Vater damals stationiert war, und trat als Lehrling in die dortige Apotheke ein, und dort bestand er im Jahre 1876 sein Gehilfenexamen. In den Jahren 1876—1878 war er in den verschiedensten Apotheken Schleswigs und Deutschlands als Gehilfe tätig und unterzog sich im Jahre 1877 auch dem deutschen Apotheker-Examen, und zwar in Kiel. Im Jahre 1879 bestand er in Kopenhagen, wo er pharmazeutische und auch botanische Vorlesungen hörte, das pharmazeutische Staatsexamen. Seine Lehrer waren dort vor allen Dingen EUGEN WARMING und RASMUS PEDERSEN. Im Jahre 1881 wurde JOHANNSEN, damals 24jährig, Assistent in der chemischen Abteilung des Carlsberg-Laboratoriums unter KJELDAHL und kam so mehr und mehr in eine rein wissenschaftliche Laufbahn. Aus dem Jahre 1883 stammt seine erste wissenschaftliche Veröffentlichung, die unter dem Titel „Om de saakaldte Glutenceller“ in den „Meddelelser fra Botanisk Forening“ veröffentlicht wurde.

Schon diese erste Publikation und einige weitere aus den gleichen Jahren zeigten seine außergewöhnliche Begabung für exaktes physiologisches Arbeiten.

An diese Assistentenzeit in Kopenhagen schloß sich dann ein längerer Studienaufenthalt im Ausland an. Vor allem arbeitete er 3 Semester unter PFEFFER in Tübingen. Auch die folgenden Jahre waren großenteils seiner weiteren Fachausbildung im Ausland gewidmet, er studierte in Darmstadt, Zürich und Wien, und auch hier fesselten ihn in erster Linie Probleme der Pflanzenphysiologie, und schon in dieser Zeit beschäftigte ihn die Abkürzung der Ruheperiode durch Äther- und Chloroformdampf auf das lebhafteste. Im Jahre 1892 wurde er dann Lektor der Pflanzenphysiologie an der Landwirtschaftlichen Hochschule in Kopenhagen, und diese Stelle wurde im Jahre 1903 in eine ordentliche Professur ausgebaut. Im Jahre 1905 wurde er als Nachfolger seines früheren Lehrers PEDERSEN als Ordinarius für Pflanzenphysiologie und Direktor des pflanzenphysiologischen Instituts an die Universität Kopenhagen berufen. Aus dem Jahre 1894, also aus der Zeit, da er an der Landwirtschaftlichen Hochschule unterrichtete, stammen seine ersten Mitteilungen über die Anwendung der Äther- und Chloroform-Narkose in der Frühtreibetechnik, ein Verfahren, das dann weiterhin, wie allbekannt, von der größten praktischen Wichtigkeit für die Gärtnerei geworden ist. Im Jahre 1897 veröffentlichte JOHANNSEN eine größere Arbeit „Om antagonistiske Virksomheder i Stofskiftet, saerlig under Modning og Hvile“, die in den Verhandlungen der dänischen Gesellschaft der Wissenschaften erschien. Eine ausführliche Darstellung des Ätherverfahrens in der Gärtnerei erschien kurz darauf bei FISCHER in Jena unter dem Titel: „Das Ätherverfahren“, von der zwei Auflagen erschienen sind.

Schon in diesen Jahren fing JOHANNSEN an, sich mit Fragen der Erblichkeit und der Variabilität zu beschäftigen. Im Jahre 1895 hielt er bereits einen Vortrag über korrelative Variabilität im dänischen botanischen Verein, und aus dem Jahre 1896 stammt sein erstes kleines Buch über Erblichkeitslehre, das unter dem Titel „Om Arvelighed og Variabilitet“ erschienen ist. In den Jahren 1898 und 1899 begann JOHANNSEN seine weiterhin so erfolgreichen experimentellen Untersuchungen mit Gerste und mit Bohnen. Bereits seit dem Jahre 1893 hatte er, ausgehend von physiologischen Fragestellungen, Einzelnachkommenschaften von Gerstenpflanzen herangezogen, und im Jahre 1903 erschien seine, wie man heute schon ruhig sagen kann, klassische Abhandlung über „Erb-

lichkeit in Population und in reinen Linien" zuerst in dänischer Sprache in „Oversigt over det kongelige danske Videnskabernes Forhandlinger".

Seit dieser Zeit konzentrierte JOHANNSEN sein ganzes Interesse auf Fragen der Vererbungsforschung. Aus dem Jahre 1907 stammt sein Vortrag „Does hybridization increase fluctuating variabilty", „Royal Horticultural Society". In den späteren Jahren hat er allerdings nur ganz wenig über experimentelle Arbeiten publiziert, unter anderm im ersten Band der Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre eine Abhandlung „Über Knospenmutation bei *Phaseolus*". Seine Haupttätigkeit lag in der Ausarbeitung seiner „Elemente der exakten Erblichkeitslehre", die in der ersten Auflage (1905), in zweiter (1913) und dritter (1926) bei FISCHER in Jena erschienen.

Im Jahre 1912 war er zu Vorlesungen in den Vereinigten Staaten. — In seinen letzten Lebensjahren gewannen mehr und mehr historische Interessen bei ihm das Übergewicht. Aus dieser Zeit stammt auch das Buch „Arvelighed i historisk og eksperimentel Belysning", 1918.

Ludwig Klein[1]).

Von

J. BEHRENS.

(Mit Bildnistafel.)

Am 12. November 1928 entschlief nach eben vollendetem 71. Lebensjahre der inakt. o. Professor der Botanik an der Technischen Hochschule zu Karlsruhe Geh. Hofrat Dr. LUDWIG KLEIN, eines der ältesten Mitglieder der Deutschen Botanischen Gesellschaft, vielfach Mitglied ihres Ausschusses und ihr Präsident im Jahre 1926.

Geboren wurde KLEIN am 12. Oktober 1857 im badischen Baulande auf Hof Helmsheim, den sein Vater, später Präsident des badischen landwirtschaftlichen Vereins und des badischen Landwirtschaftsrats, auch langjähriges Mitglied der zweiten und zuletzt der ersten badischen Kammer, damals bewirtschaftete. Auf dem Gymnasium zu Wertheim a. Main, das er von 1868 bis 1876 besuchte und dann mit dem Zeugnis der Reife verließ, dürfte sein Interesse für Botanik durch einzelne seiner Lehrer, insbesondere durch den floristisch außerordentlich tätigen und erfolgreichen Reallehrer STOLL geweckt und erhalten sein. Nachdem KLEIN seiner Dienstpflicht in Konstanz genügt hatte, bezog er mit Beginn des Wintersemesters 1877/78 die Universität Heidelberg und widmete sich dem Studium der Naturwissenschaften. Nach viersemestrigem Aufenthalt in Heidelberg siedelte er zu Beginn des Wintersemesters 1879/80 nach Göttingen über, wo sein Onkel als Ordinarius für Mineralogie wirkte, und arbeitete hier im botanischen Institut unter Leitung von Graf SOLMS-LAUBACH. Die Frucht dieser Arbeit war seine Dissertation (1)[2]), die den Bau und die Verzweigung einiger dorsiventral gebauter Polypodiaceen behandelt, und auf Grund derer er im Jahre 1881 zum Doktor der Philosophie promovierte.

---

1) Die genauen Lebensdaten teilte mir Frau Geheimrat KLEIN freundlichst mit. Für gütige Auskunft, insbesondere bei der Zusammenstellung der Schriften, bin ich ferner den Herren Privatdozent Dr. SCHWARTZ und Oberregierungsbotaniker Dr. C. VON WAHL, Durlach, zu Dank verbunden.

2) Die Ziffern bedeuten die Namen des Schriftenverzeichnisses, das am Schluß folgt.

Die Abhandlung beschreibt zunächst den anatomischen Bau, insbesondere den Gefäßbündelverlauf sowie dessen Entwicklung im Rhizom einiger besonders interessanter, kriechender dorsiventraler Polypodiaceen, und zwar der vom normalen Polypodiaceencharakter mit zweizeilig beblättertem Stamm abweichenden einzeilig beblätterten Formen *Polypodium heracleum* Ktv. und *P. quercifolium* und des mehrzeilig beblätterten *Polyp. taeniosum.* Zur Beantwortung der zweiten Frage, nämlich der, in welcher Stellung die Blätter und Seitensprosse der dorsiventralen Farne am Vegetationspunkt des Stammes angelegt werden, wurden auch mehrere Vertreter des normalen Blattstellungstypus (*Polyp. vulgare*) sowie *Pteris aquilina* herangezogen. Das Ergebnis der sorgfältigen, durch die Spärlichkeit des kostbaren Materials bei einigen Formen erschwerten Untersuchungen war im Gegensatz zu HOFMEISTERs Angaben der Nachweis, daß sämtliche Formen nicht nur in ausgewachsenem Zustande, sondern schon an der wachsenden Spitze dorsiventralen Aufbau zeigen, daß die seitlichen Glieder, insbesondere die Blätter, schon am Vegetationspunkt in einer der definitiven Stellung entsprechenden Anordnung entstehen. Von einer Verschiebung zunächst radiär angelegter Seitenorgane nach der Oberseite infolge stärkeren Wachstums der Stammunterseite, wie es HOFMEISTER annahm, kann keine Rede sein. Nachträgliche Verschiebungen der Seitenorgane, die aus mechanischen Gründen eintreten können, bewegen sich in engen Grenzen, ohne an dem ursprünglichen Stellungsverhältnis wesentlich etwas zu ändern, und der Vergleich der verschiedenen Formen lehrt, daß die Blattanlage schon um so mehr vom radiären Bau abweicht, je ausgeprägter die Dorsiventralität des fertigen Rhizoms ist. Auch die mit dem zunehmenden Alter und dem Erstarken des Rhizoms bei *Polypodium heracleum* und *quercifolium* abnehmende Divergenz der Blattzeilen und die schließlich erreichte Einzeiligkeit ist nicht Folge nachträglicher Verschiebung von Seitenorganen, die unter größerem Divergenzwinkel oder gar radiär angelegt wären, sondern eine Eigenheit des Vegetationspunktes selbst, der die jüngsten Anlagen schon in der Stellung hervorbringt, die den ausgewachsenen zukommt.

Nachdem der junge Doktor auch das Staatsexamen bestanden hatte, wirkte er zunächst ein Jahr (1882) als Lehramtspraktikant am Realgymnasium in Karlsruhe, widmete sich aber dann während der Jahre 1883 und 1884 in Straßburg unter DE BARY und in dessen Laboratorium ganz der Botanik.

Auch hier setzte er zunächst seine Untersuchungen über das Wachstum der Farne, allerdings auf stark erweiterter Grundlage —

nicht weniger als 50 Arten wurden untersucht —, fort und veröffentlichte als Frucht dieser Arbeit die vergleichenden Untersuchungen über Organbildung und Wachstum am Vegetationspunkt dorsiventraler Farne (2). Im Gegensatz zur herrschenden Ansicht wies KLEIN nach, daß mit einziger Ausnahme von *Pteris aquilina* sämtliche untersuchten dorsiventralen Farne eine dreischneidige Scheitelzelle besitzen, und daß zwei- und vierschneidige nur selten und vorübergehend vorkommen, während allerdings bei der zweischneidigen Scheitelzelle von *Pteris aquilina* Abweichungen von der typischen Gestalt und Teilungsweise häufig sind, ohne jedoch irgendwelche Gesetzmäßigkeiten erkennen zu lassen. Die Blattscheitelzelle ist stets zweischneidig. Bei *Polypodium vulgare* bildet jedes Segment der beiden dorsalen Segmentzeilen ein Blatt. Die Blattanlage ist als solche erst im vierten bis sechsten Segment kenntlich und nicht an ein bestimmtes Alter oder einen bestimmten Teil des Segments gebunden. Die Seitensprosse entstehen aus einer oberflächlichen Zelle des Vegetationspunktes als selbständige Gebilde ohne Beziehung zu einem Blatt. Von größerer Wichtigkeit aber, weil in den Streit um die damals von SACHS vorgebrachten neuen Gesichtspunkte für das Verständnis der Vorgänge am Vegetationspunkt eingreifend, sind die weiteren Ergebnisse: das festgestellte außerordentliche Schwanken der Größe der Scheitelzelle bei derselben Form und bei gleichem Alter des jüngsten Segments, die äußerst geringe Wachstums- und Teilungsgeschwindigkeit der Scheitelzelle, die im Jahre nur einige wenige Teilungen erfährt, die sehr ungleiche Größe der Segmente im Augenblick der Entstehung und die höchst verschiedene Wachstumsintensität selbst ursprünglich gleichgroßer Segmente, der Nachweis, daß, wenn auch das relative Wachstum (Volumzunahme) in der Scheitelzelle ein Maximum besitzt, das absolute dort am geringsten ist. Das alles ist dem Verfasser ein schlagender Beweis für die Richtigkeit der SACHSschen Anschauung, daß die Zellteilung eine dem Wachstum untergeordnete Erscheinung ist.

Eine weitere Frucht der Straßburger Tätigkeit war eine Untersuchung über die Ursachen, die es bewirken, daß *Botrytis cinerea* seine Konidien so gut wie ausschließlich nachts bildet (3). KLEINs Versuche, die übrigens mit Hilfsmitteln ausgeführt wurden, die uns heute primitiv und unvollkommen erscheinen müssen, und die deshalb eine Wiederholung mit modernen besseren Hilfsmitteln als erwünscht erscheinen lassen, zeigten eine Förderung der Sporenbildung durch die rotgelbe (durch Kaliumbichromatlösung filtrierte) Hälfte des Spektrums, eine Hemmung durch die stärker

brechbare blauviolette, durch Kupferoxydammoniak filtrierte. Im Sonnenlicht ist diese Hemmung so groß, daß sie die Förderung durch die langwelligen Strahlen mehr als aufwiegt. Dagegen wirkt das an rotgelben Strahlen — sit venia verbo! — reiche Lampenlicht fördernd, und ebenso Dunkelheit. Den Widerspruch, der sich darin zeigte, daß die zuerst angestellten Dunkelkulturen keineswegs, wie die im rotgelben Licht stehenden, ununterbrochen Sporen bildeten, vielmehr die beim Wechsel von Tag und Nacht gewohnte Periodizität der Sporenbildung zeigten, sucht KLEIN durch den Nachweis zu lösen, daß das kurze Belichten der Dunkelkulturen behufs Kontrolle schon genügt, die gewohnte Periodizität auszulösen, während nicht kontrollierte Dunkelkulturen jederzeit Sporen des verschiedensten Alters enthielten, keine Spur einer Periodizität der Sporenbildung zeigten[1]).

Im Jahre 1885 habilitierte sich KLEIN dann in der philosophischen Fakultät der Universität Freiburg i. B. als Privatdozent der Botanik. 1887 vermählte er sich mit MARIA RUMMEL. Dem harmonischen Bunde entsproß eine Tochter. Ein Söhnchen wurde den trauernden Eltern schon im zartesten Alter durch den Tod wieder entrissen. 1890 folgte die Ernennung zum Extraordinarius und im gleichen Jahre ein Lehrauftrag für Pharmakognosie.

Von Veröffentlichungen fallen in die Freiburger Zeit die ergebnisreichen Untersuchungen über die Morphologie und Biologie von *Volvox*-Arten (4—8). Ohne auf die Einzelergebnisse einzugehen, sei doch hervorgehoben, daß die heutige wohl allgemeine Auffassung der *Volvox*-Kugel als Individuum, das ein Zellenstaat von hochkompliziertem Bau mit weitgehender Arbeitsteilung der Einzelzellen ist, auf KLEINs Forschungen im wesentlichen beruht. Von Interesse ist auch, daß nach KLEINs sorgfältigen, durch das ganze Jahr an zahlreichen Fundorten fortgesetzten Beobachtungen die im Gegensatz zu *Volvox globator* außerordentliche Vielgestaltigkeit des *Volvox aureus* nur von der Verschiedenheit der äußeren, insbesondere der Ernährungsverhältnisse herrühren kann, ganz im Einklang mit dem allerdings auf dem Wege des exakten Experiments gewonnenen Ergebnis der von KLEBS kurz vorher veröffentlichten Untersuchungen über *Hydrodictyon*. Freilich wird bei *Volvox aureus* nicht nur die Art der Fortpflanzung (geschlechtlich oder ungeschlechtlich), sondern sogar die Art der Geschlechtsdifferenzierung (männlich — weiblich) durch die Ernährungsverhältnisse bedingt.

---

1) Auch diese Wirkung kurzzeitiger Belichtung ruft dringend nach Nachprüfung und Analyse mit Hilfe fortgeschrittener Methodik.

Außer den *Volvox*-Studien und einigen Beiträgen zur Technik des Sammelns und Präparierens von Süßwasseralgen (9—12) hat KLEIN aus seiner schon in der Straßburger Zeit begonnenen und in Freiburg eifrig fortgesetzten Beschäftigung mit der Algenflora des Süßwassers leider nichts veröffentlicht.

Schon in seiner Straßburger Zeit hatte sich KLEIN auch mit den Bakterien beschäftigt und diese Studien auch in Freiburg weiter betrieben. Ihre Frucht hat er in zwei Abhandlungen (14, 15) dargeboten, in denen er, abweichend von der üblichen und bequemen Art des Arbeitens mit Massenkulturen reinen Materials, die Entwicklung einzelner Individuen unter dem Mikroskope kontinuierlich verfolgt, eine Methode, die leider wenig beliebt und geübt ist, obwohl sie, gar im Bunde mit der Reinkultur, geeignet und unbedingt notwendig ist zur Sicherung und Vertiefung unserer Kenntnis des Entwicklungsganges der Bakterien. Die erste der beiden Mitteilungen beschäftigt sich mit zwei — nach ihrem makroskopischen Verhalten — Doppelgängern des *Bacillus subtilis*, den neuen Arten *B. leptosporus* und *B. sessilis*, die sich schon durch die Art der Sporenkeimung scharf vom echten „Heubazillus" unterscheiden, ihm aber mit den bisher in dieser Bezeichnung untersuchten endosporen Stäbchenbakterien in Bezug auf die Sporenbildung gleichen. Bei diesem Typ der Sporenbildung entsteht die Spore zunächst als undeutlich umschriebener Fleck im Stäbchen, der sich etwas vergrößert, stärkeres Lichtbrechungsvermögen annimmt und auf Kosten des Plasmas zur definitiven Größe heranwächst. Diesem Typ gegenüber steht der in der zweiten Abhandlung beschriebene andere Typ, bei dem die Spore durch Kontraktion des Inhalts der etwas angeschwollenen Zellregion, in der die Sporenbildung vor sich geht, bis zur definitiven Größe entsteht und dann den starken Glanz und den für die Sporen dieser Gruppe charakteristischen bläulichgrauen Farbenton erhält. Diesem Typ gehören einige bei den *Volvox*-Studien gefundene „endospore Sumpfbakterien" an, von denen KLEIN 5 Arten unterscheidet, die er zum Teil nach seinen Lehrern benannte. Die Reinkultur gelang nicht. Die kontinuierliche Beobachtung einer Zelle erlaubte auch die genaue Verfolgung der Entstehung der Zoogloea bei einem „pleomorphen", keine Endosporen bildenden Stäbchenbakterium, *Bacillus allantoides* n. sp., in dessen Entwicklungsgang die Zoogloea-Bildung und damit die Formänderung der Zellen — die Zoogloea besteht aus mikrokokken-ähnlichen Individuen — augenscheinlich gehört. Leider wurde freilich die Regeneration der Bazillen aus den Kokken nicht beobachtet.

Nachdem PRANTL, der Bearbeiter der 3. und 4. Auflage von SEUBERTs Exkursionsflora für das Großherzogtum Baden, wegen seiner Berufung nach Breslau die Bearbeitung der 5. Auflage abgelehnt hatte, übernahm im Sommer 1890 auf Ersuchen des Verlegers KLEIN diese Bearbeitung. Schon im Jahre 1891 erschien die wesentlich neugestaltete 5. Auflage der Flora, der im Jahre 1905 noch eine sechste folgte (16). Dabei sei erwähnt, daß KLEIN auch mehrere Jahre für den Jahresbericht der Kommission für die Flora Deutschlands über die Fortschritte der Kenntnis der Flora Badens in den Berichten unserer Gesellschaft berichtet hat.

Nach dem Tode JUSTs im Jahre 1891 wurde KLEIN dann als Ordinarius für Botanik an die Technische Hochschule in Karlsruhe berufen und übernahm, als er mit Beginn des Sommersemesters 1892 nach Karlsruhe übersiedelte, im Nebenamt auch die mit dieser Professur in Personalunion verbundene Leitung der badischen landwirtschaftlich-botanischen Versuchsanstalt, an der ich damals und noch mehrere Jahre Assistent war. Auch wurde er als Vertreter der Botanik an der Hochschule Mitglied des Kuratoriums der Großherzoglichen Lebensmittel-Prüfungsanstalt und Leiter von deren bakteriologischer Abteilung. Mit der Übersiedlung nach Karlsruhe traten daher zahlreiche neue Aufgaben an KLEIN heran. An seine Lehrtätigkeit stellte die forstliche Abteilung der botanischen Hochschule besondere Anforderungen, und seine Nebenämter machten die Vertiefung in die Grenzgebiete der Wissenschaft und Praxis, insbesondere der Botanik und der Landwirtschaft, in den Pflanzenbau, Obst- und Weinbau, sowie in die technischen Nebengewerbe der Landwirtschaft und in die Weiterverarbeitung und Aufarbeitung der Ernteprodukte notwendig. Dazu kam die Vorbereitung der Vorlesungen und Übungen, mit der KLEIN, dem die Lehrtätigkeit besonders lag, es sehr ernst nahm. Schon in Straßburg und noch viel mehr in Freiburg hatte er sich durch Selbstanfertigung eine reiche Sammlung guter Wandtafeln für Vorlesungszwecke geschaffen [vgl. den Aufsatz über die von ihm bewährt befundenen Methoden (13)], und in Karlsruhe setzte er diese Tätigkeit aufs eifrigste fort, um die Demonstrationsmittel der eigenen Sammlung und die des Instituts zu vermehren und zu ergänzen. Die von KLEIN eingerichteten botanischen Exkursionen erfreuten sich bald besonderer Beliebtheit. Rechnet man dazu die Verwaltungsarbeit für nicht weniger als drei, verschiedenen Ministerien unterstellte Institute, so ist es ohne weiteres klar, daß seine Arbeitsfähigkeit in Karlsruhe mehr als reichlich in Anspruch genommen war. Vielleicht wäre ein Mann von weniger

eiserner Gesundheit und unverwüstlicher Lebenskraft dieser Arbeitslast nicht gewachsen gewesen. Auch trat gar bald, nachdem er sein Amt angetreten hatte, die Sorge um ein neues Heim für die Botanik an ihn heran. Verhandlungen über eine Neuordnung in dieser Beziehung schwebten freilich schon längere Zeit, da die als Laboratorium benutzten Räume der Hochschule dringend für andere Zwecke benötigt wurden und die räumliche Entfernung des Gartens und Hörsaals vom Laboratorium auf den Unterricht hemmend und störend wirkte. Indessen zog sich die Verwirklichung der Pläne noch eine Reihe von Jahren hin, bis endlich im Jahre 1899 im botanischen Garten selbst ein nach KLEINs Wünschen gut und zweckmäßig eingerichteter Neubau bezogen werden konnte. Am 18. Mai 1899 fand die Eröffnungsfeier statt, bei der KLEIN die Festrede über die Physiognomie der mitteleuropäischen Waldbäume (18) hielt.

Im übrigen widmete er sich in dieser Periode auch eifrig den Aufgaben, auf die seine Nebenämter ihn hinwiesen, insbesondere dem vom Vaterhause her ihm nahe liegenden Grenzgebiet zwischen Landwirtschaft und Botanik. Von seiner Tätigkeit auf diesem Gebiete zeugen, neben dem fünften Bericht der landwirtschaftlich-botanischen Versuchsanstalt (24), in dem zahlreiche Abschnitte von ihm verfaßt sind, und verschiedenen Veröffentlichungen im „Landwirtschaftlichen Wochenblatt für das Großherzogtum Baden“, zahlreiche Berichte aus seiner Feder, die als Vorlagen für den Landwirtschaftsrat u. dgl. nur einem engeren Kreise zugänglich wurden[1]). In den Betrieb der landwirtschaftlich-botanischen Versuchsanstalt griff KLEIN nur da, anregend oder ändernd, ein, wo er Fehler oder Hemmungen beobachtete. Wo das nicht der Fall war, da ließ er den Assistenten gern vollkommene Freiheit, und so weiß ich persönlich dem Entschlafenen aufrichtigen Dank für viele Jahre stiller und ruhiger wissenschaftlicher Arbeit, die er gern ermöglichte und unterstützte. KLEINs persönlicher Initiative ist auch die frühe Inangriffnahme der Züchtung reiner Weinhefen an der Versuchsanstalt und deren Einführung in die badische Kellerwirtschaft zu verdanken. Auch als nach dem Ausscheiden NESSLERs, des Vorstandes der landwirtschaftlich-chemischen Versuchsanstalt Karlsruhe, aus dem Staatsdienste 1901 die längst bestehende Absicht, beide Versuchsanstalten zu vereinigen, verwirklicht und dementsprechend

1) Seine Verdienste um den badischen Tabakbau würdigt eingehend ein Artikel „Tabakforscher“ des Leiters des Tabakforschungsinstituts Forchheim bei Karlsruhe, Dr. KOENIG, in der Süddeutschen Tabakzeitung Nr. 155 vom 15. Dezember 1928, Zweites Blatt.

die landwirtschaftlich-botanische Versuchsanstalt verlegt wurde, bewahrte KLEIN ihrem Arbeitsgebiet die seinerseits erworbene Vorliebe. Vor mir liegt ein leider nicht datierter, aber sicher aus der zweiten Hälfte der Kriegszeit stammender Aufsatz, Sonderabdruck aus dem Karlsruher Tageblatt, betitelt „Die Kartoffelpflanzung mit Stecklingen". Hier wird das durch die Überschrift angedeutete Thema, das, wie so viele gutgemeinte, aber wenig überlegte Ratschläge von meist unberufener Seite in jener Zeit als Mittel zur Linderung der Kartoffelnot durch Ersparung von Saatgut in die urteilslose Menge hineingeworfen wurde, in der KLEIN eigenen Art mit Humor und Ironie kritisch beleuchtet und seine Undurchführbarkeit in der Praxis ebenso wie seine Wirkungslosigkeit in bezug auf den erstrebten Zweck mit guten Gründen und auf Grund eigener Versuche gezeigt. Seine ausgedehnte Propagandatätigkeit für eine stärkere Ausnutzung unserer Pilzschätze während des Weltkrieges erwähnt KLEIN selbst im Vorwort zu seinem Pilzbuch (32, S. 5).

Auch auf den Vortrag über den Hausschwamm (25) als Zeugnis seiner Betätigung auf dem Gebiet, wo sich Berührungspunkte zwischen Baufach und Botanik bieten, sei hier hingewiesen.

Zweimal, im Jahre 1903 und dann wieder 1913, berief das Vertrauen seiner Kollegen KLEIN in das höchste Amt, das sie zu verleihen hatten, zum Rektorat der Hochschule. Im Jahre 1907 erfolgte seine Ernennung zum Geheimen Hofrat. In den Jahren 1919 bis 1923 war neben dem Botanischen Garten der Technischen Hochschule auch der ehemalige Botanische Garten des Schloßgartens (Hofgartens) seiner Leitung unterstellt. 1924 erfolgte seine Emeritierung. Er selbst behielt indessen die vollen Rechte eines ordentlichen Professors und blieb bis zu seinem Tode in der gewohnten Lehrtätigkeit, die durch den mit der Aufhebung der botanischen Professur verbundenen Wegfall der Hilfskräfte recht erschwert war.

KLEIN sollte aber noch die Genugtuung haben, das Wiederaufleben des Institutslebens im Jahre 1928 zu erleben. War auch mit der Verlegung der Forstabteilung an die Universität Freiburg die Zahl der Studierenden, für die botanische Vorlesungen und Übungen nötig sind, in Karlsruhe zurückgegangen, so blieben doch immer noch die Chemiker (Nahrungsmittelchemiker) und Pharmazeuten, die des botanischen Unterrichts nicht entbehren können, und so hat denn der von vornherein nicht recht verständliche Versuch, die Vertretung der Botanik an der Technischen Hochschule eingehen zu lassen, seine natürliche Korrektur erfahren.

Von Veröffentlichungen aus dieser Zeit ist zunächst sein Beitrag zum LOREYschen Handbuch der Forstwissenschaft, die „Forstbotanik" (17), zu erwähnen. In der zweiten Auflage des Handbuchs 1903 ohne Abbildungen erschienen, wurden ihr in der dritten und vierten Auflage, neben Erweiterungen und Ergänzungen der Darstellung, instruktive Abbildungen beigegeben, die den Wert dieser durch Reichhaltigkeit, klare und knappe Schreibweise und gleichmäßige Darstellung nach forstlichen Gesichtspunkten ausgezeichneten Zusammenfassung wesentlich erhöhten. Ein großer Teil der Abbildungen ist der Baumgestalt gewidmet, die KLEINs Interesse schon früh, gleich mit Beginn seiner forstbotanischen Betätigung an der Hochschule, in Anspruch genommen, und die auch schon den Gegenstand seiner bereits erwähnten Festrede bei der Einweihung des Botanischen Instituts (18) gebildet hatte.

Mit dem schweren photographischen Apparat ausgerüstet, hielt KLEIN während vieler Jahre auf seinen zahlreichen Exkursionen im badischen Lande und in der Schweiz, in meist gut gelungenen Aufnahmen, die nach Standort, nach klimatischen und sonstigen Verhältnissen und nach der Eigenart der Rasse außerordentlich wechselnde Gestalt der Bäume fest. Abgesehen von den bereits erwähnten Veröffentlichungen beweisen die beiden Festreden anläßlich der Übernahme des Rektorats (19, 23), mehrere Hefte der von KARSTEN und SCHENCK herausgegebenen Vegetationsbilder (20) und das forstliche Merkbuch für das Großherzogtum Baden (21) seinen scharfen Blick für die Baumform und sein ungewöhnliches Geschick in der Aufnahme von Bäumen und Waldpartien. Unter den zahlreichen forstlichen Merkbüchern der deutschen Länder und preußischen Provinzen gehört das KLEINsche zweifellos zu den besten in der Auswahl der Objekte und in der Güte der Aufnahme und Wiedergabe.

Eine größere Anzahl von Veröffentlichungen der letzten ungefähr 20 Jahre ist veranlaßt durch seine Mitarbeit an der von C. WINTERs Universitätsbuchhandlung herausgegebenen Sammlung naturwissenschaftlicher Taschenbücher. In dieser Sammlung erschienen aus seiner Feder nicht weniger als 10 Bändchen (26—35), in denen unsere Nutzpflanzen, Waldbäume und Sträucher, Waldblumen, Wiesenpflanzen, Wasser- und Sumpfgewächse, Unkräuter, Ziersträucher und Parkbäume, Gartenblumen und Pilze behandelt und großenteils nach unter KLEINs Aufsicht und nach seinen Weisungen von Künstlerhand gefertigten Aquarellen meist in natürlichen Farben abgebildet sind. Es gibt kein zweites Werk, in dem für so wenig Geld so viele und gute farbige Pflanzenabbildungen

geboten wurden, und es ist daher kein Wunder, daß diese Bändchen bei den Liebhabern der Botanik außerordentlich geschätzt werden und eine weite Verbreitung erfahren haben. Dem, dem die freilich für eine Vertiefung der Florenkenntnis notwendige Mühe des Bestimmens der Pflanzen zu groß und verdrießlich ist, bieten die fast ausnahmslos vorzüglich gelungenen Abbildungen die Möglichkeit, sich fast mühelos eine gewisse Pflanzenkenntnis zu verschaffen, die ein weiteres Ausbauen und das Bestimmen unbekannter Formen wesentlich erleichtert. Besonders zu begrüßen sind die Bände, welche die Zierpflanzen der Gartenanlagen behandeln (33—35), weil es in der Tat an Hilfsmitteln fehlt, die dem Laien die Bekanntschaft mit diesen Pflanzen seiner nächsten Umgebung vermitteln können.

Das bereits erwähnte Pilzbuch (32) ist die Neubearbeitung des ursprünglich von SYDOW bearbeiteten ersten Bändchens der Sammlung, des schon lange vergriffenen „Taschenbuchs der eßbaren und giftigen Pilze“. Auch dieses Buch, von dem im übrigen auch das eben allgemein über die Beiträge KLEINs zu der Sammlung des naturwissenschaftlichen Taschenbuches Gesagte gilt, und das als eines der besten populären und billigen Pilzwerke anerkannt ist, legt in der Einleitung Zeugnis ab von der gesunden kritischen Einstellung KLEINs gegenüber dem in der Zeit der Not ausgegebenen Schlagwort von dem hohen Wert der Pilze als Nahrungsmittel und „Fleischersatz“ und von seinem praktischen Blick.

Die beiden letzten Lebensjahre waren ausgefüllt durch Arbeit für die Taschenbüchersammlung, deren Vollendung ihm sehr am Herzen lag. Fertig liegen vor die Manuskripte für zwei von den noch geplanten fünf Büchern über Gartenzierpflanzen und für zwei Bändchen Alpenblumen. Fünf weitere Bändchen sind unvollendet geblieben, und es war KLEIN, nachdem ein schwerer Schlaganfall in der Sommerfrische am 8. Juli 1928 ihn der Fähigkeit, die Buchstaben zu erkennen, also zu lesen, beraubt hatte, eine schwere Sorge, ob er das Angefangene noch vollenden könne.

Es hat nicht sollen sein. Der erwähnte Schlaganfall, der KLEIN in der Sommerfrische traf, hatte bereits im Vorjahre einen Vorläufer gehabt, wie er mir mitteilte, als ich ihn Mitte Juni 1928 in Karlsruhe besuchte. Er war damals augenscheinlich völlig wiederhergestellt, und nichts schien darauf hinzudeuten, daß die Katastrophe so nahe bevorstand. Auch nach dem neuen Schlaganfall trat immerhin wieder zunächst eine Besserung ein, indem er die Gehfähigkeit wieder erlangte und manches wieder allein tun konnte. Da befiel ihn eine Lungenentzündung, von der er

sich nicht erholen sollte. Er selbst ahnte, trotzdem er bei vollem Bewußtsein war und blieb, die Schwere seiner Erkrankung nicht, und so durfte er in der Nacht vom 11. zum 12. November 1928 still und ruhig einschlafen. So blieb dem lebensfrohen und lebensbejahenden Manne, den man sich leidend gar nicht recht vorstellen konnte, das Gefühl der schweren Erkrankung und der Nähe des Endes erspart. Am Totenlager trauerten mit der Gattin die einzige Tochter und der Schwiegersohn sowie drei Enkel. Die Einäscherung der Leiche erfolgte am 14. November.

Schriftenverzeichnis.

1. Bau und Verzweigung einiger dorsiventral gebauter Polypodiaceen. Nova acta Acad. Leop. Carol. 1881. Bd. 42, Nr. 7, S. 333 ff. Mit 4 Tafeln.
2. Vergleichende Untersuchungen über Organbildung und Wachstum am Vegetationspunkt dorsiventraler Farne. Bot. Ztg. 1884. Nr. 37/41. Mit 1 Tafel.
3. Über die Ursachen der ausschließlich nächtlichen Sporenbildung von *Botrytis cinerea.* Bot. Ztg 1885. Nr. 1, S. 1 ff.
4. Beiträge zur Morphologie und Biologie der Gattung *Volvox.* (Vorläufige Mitteilung.) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1888. Generalvers.-Heft, S. 99 ff.
5. Morphologische und biologische Studien über die Gattung *Volvox.* Jahrb. f. wiss. Bot. 1889. Bd. 20, S. 133 ff. Mit 3 Tafeln.
6. Neue Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Volvox* Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1889. Bd VII, S. 42 ff Mit 1 Tafel.
7. Vergleichende Untersuchungen über Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung *Volvox.* Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg 1890. Bd 5, Heft 1. Mit 5 Tafeln.
8. Über den Formenkreis der Gattung *Volvox* und seine Abhängigkeit von äußeren Ursachen. Hedwigia 1890. S. 35 ff.
9. Beiträge zur Technik mikroskopischer Dauerpräparate. Mitteilungen des Bot. Vereins f. d. Kr. Freiburg und das Land Baden. Nr. 49
10. Beiträge zur Technik mikroskopischer Dauerpräparate von Süßwasseralgen. Hedwigia 1888. S. 121.
11. Beiträge zur Technik mikroskopischer Dauerpräparate von Süßwasseralgen II. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie 1888. Bd. 5, S. 546 ff.
12. Ein neues Exkursionsmikroskop. Ebenda 1888. Bd. 5, S. 456 ff. (Vgl. auch Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1888. Bd. VI, Generalvers.-Heft, S. 47.)
13. Über das Zeichnen von Wandtafeln mikroskopischer Objekte für Demonstrations- und Unterrichtszwecke. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie 1889. Bd. 6, S. 18
14. Botanische Bakterienstudien I. Centralbl. f. Bakteriol. und Parasitenkunde 1889. Bd. 6, S. 317. Mit 3 Tafeln.
15. Botanische Bakterienstudien II. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1889. Bd. VII, Generalvers.-Heft S. 57 ff.
16. SEUBERT-PRANTLs Exkursionsflora für das Großherzogtum Baden. 5. Aufl., Stuttgart 1891; 6. Aufl., Stuttgart 1905.

17. Forstbotanik. Bd. I von LOREYs Handbuch der Forstwissenschaft. 2. Aufl., Tübingen (LAUPPsche Buchhandlung) 1903; desgl. 3. Aufl. 1913, S. 299—584; desgl. Bd. 4 der 4. verbesserten und erweiterten Auflage, herausgegeben von H. WEBER 1926, S. 635—887. Mit 133 Abbildungen.

18. Die Physiognomie der mitteleuropäischen Waldbäume. Festrede zur Einweihungsfeier des neuen botanischen Instituts der Techn. Hochschule zu Karlsruhe am 18. Mai 1899. Mit 10 Tafeln in Lichtdruck nach 35 Originalaufnahmen des Verfassers. Karlsruhe (JAHRAUS) 1899.

19. Die botanischen Naturdenkmäler des Großherzogtums Baden. Festrede bei dem feierlichen Akte des Rektoratswechsels an der Großh. technischen Hochschule Friedericiana zu Karlsruhe. Mit 45 Abbildungen nach Originalaufnahmen des Verfassers. Karlsruhe (BRAUN) 1904.

20. Charakterbilder mitteleuropäischer Waldbäume. (Vegetationsbilder, herausgeg. von G. KARSTEN und H. SCHENCK. II. Reihe, Heft 5/7.) 30 Tafeln mit 48 Abbildungen in Lichtdruck und Autotypie und 24 S. Text. Jena (G. FISCHER) 1905.

21. Bemerkenswerte Bäume im Großherzogtum Baden. (Forstbot. Merkbuch.) Heidelberg 1908. (200 S. Text, 208 S. Abbildungen nach photographischen Naturaufnahmen.)

22. Bemerkenswerte Bäume im Großherzogtum Baden. Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde, 1909, Nr. 237/238, 293/294. (MEIGEN und KLEIN.)

23. Ästhetik der Baumgestalt. Rektoratsrede. Karlsruhe (MÜLLER) 1914 (31 S. Text und 64 Abbildungen, davon 52 nach Originalaufnahmen des Verf.)

24. Fünfter Bericht der Großh. badischen landw.-bot. Versuchsanstalt zu Karlsruhe über ihre Tätigkeit in den Jahren 1889 bis 1894 und zum Teil 1895. Karlsruhe 1896.

25. Der Hausschwamm. Vortrag, gehalten auf der 9. Jahresversammlung der Vereinigung der leitenden Verwaltungsbeamten von Krankenanstalten Deutschlands im großen Rathaussaal in Karlsruhe. Leipzig (LEINEWEBER) 1910. (Sep. aus Zeitschr. f. Krankenanstalten 1910.)

26. Nutzpflanzen der Landwirtschaft und des Gartenbaues. Heidelberg (WINTER) 1909[1]). Mit 100 farbigen Tafeln und 18 Textabbildungen. Bd. III der Sammlung naturwissenschaftlicher Taschenbücher.

27. Unsere Waldbäume, Sträucher und Zwergholzgewächse. Heidelberg (C. WINTER) 1910. Mit 100 farbigen Tafeln und 34 schwarzen Abbildungen. II. Aufl., 1923. Mit 96 farbigen Tafeln. Bd. IV der Sammlung.

28. Unsere Waldblumen und Farngewächse. Heidelberg (WINTER) 1913. Mit 100 farbigen Tafeln und 16 Textabbildungen. Bd. V der Sammlung.

29. Unsere Wiesenpflanzen. Heidelberg (WINTER) 1913. Mit 100 farbigen Tafeln und 28 Textfiguren. II. Aufl., 1924. Mit 96 farbigen Tafeln und 32 Textfiguren. Bd. VI der Sammlung.

30. Unsere Unkräuter. Heidelberg (WINTER) 1915. Mit 100 farbigen Tafeln und 25 schwarzen Textabbildungen. Bd. VII der Sammlung.

---

1) Das Jahr bezeichnet bei den Bändchen der Sammlung stets das Datum der Vorrede, da auf dem Titelblatt das Jahr der Ausgabe nicht angegeben ist.

31. Unsere Sumpf- und Wasserpflanzen. Heidelberg (WINTER) 1919. Mit 96 farbigen Tafeln. Bd. VIII der Sammlung.
32. Gift- und Speisepilze und ihre Verwechselungen. Heidelberg (WINTER) 1921. Mit 96 farbigen Tafeln. Bd. I der Sammlung.
33. Ziersträucher und Parkbäume. Heidelberg (WINTER) 1923. Mit 96 farbigen und 12 schwarzen Tafeln. Bd. X der Sammlung.
34. Gartenblumen. I. Frühlingsblumen. Heidelberg (WINTER) 1926 Mit 96 farbigen Tafeln. Bd. XII der Sammlung.
35. Gartenblumen. II. Winterharte Stauden. Heidelberg (WINTER) 1927. Mit 96 farbigen Tafeln. Bd. XIII der Sammlung.
36. Ist der Elfenbeinröhrling eßbar? Pilz- und Kräuterfreund, 1921. Bd 4, S. 175.
37. Aufgaben für Pilzfreunde. Ebenda, S. 200.
38. Massenvorkommen von Satanspilzen. Ebenda, S. 205.
39. Pilzphotographie und kolorierte Pilzdiapositive. Ebenda, S. 216.
40. Über die Aufgaben des Mykologenkongresses in Nürnberg und über die Schwierigkeiten richtiger Pilzbestimmung. Ebenda, 1921/22. Bd. 5, S. 5.
41. Notizen über die Pilzflora des Württemberger Schwarzwaldes. Zeitschr. f. Pilzkunde 1922. Bd. 1, S. 58.
42. Der Pantherpilz, *Amanita pantherina.* Ebenda, 1923. Bd. 2, S. 45.
43. Eine neue *Boletus*art. Ebenda, S. 201.
44. Über die Bedeutung der Pilze für die Volksernährung und die restlose Erfassung der Pilzschätze unserer Heimat. Deutsche Revue 1921. Juli-Heft, S. 45.

Giuseppe Lopriore.

Von
E. PANTANELLI.
(Mit Bildnis im Text)

GIUSEPPE LOPRIORE wurde in der alten Stadt Gravina (schwäbisch Graben) in Apulien am 15. September 1865 geboren. Er promovierte 1887 als Dr. Agr. auf der Hochschule zu Portici, wo er sich unter COMES' Leitung der reinen und angewandten Botanik widmete. Dank einem Stipendium konnte er im folgenden Jahre in der Weinbauschule in Geisenheim arbeiten, wo damals MÜLLER-THURGAU und GOETHE tätig waren. Darauf erhielt er eine Assistentenstelle an der botanischen Kanzel in Portici, kam aber von 1891 bis 1895 wiederholt nach Deutschland und arbeitete in Berlin unter KNY, FRANK, MÜLLER, SCHWENDENER und ENGLER. Dann wurde er als Professor der Botanik und Pflanzenpathologie an der Weinbauschule zu Catania angestellt und verblieb dort bis 1909, wo er zum Direktor der Landwirtschaftlichen Versuchsstation in Modena ernannt wurde. Inzwischen hatte er öfters das Botanische Institut der Universität in Catania interimistisch geleitet, wo er als Privatdozent, wie später in Modena, regelmäßig las. 1925 wurde LOPRIORE an die botanische Lehrkanzel der Hochschule in Portici gerufen und starb dort nach kurzer Krankheit am 26. Dezember 1928.

Die wissenschaftliche Tätigkeit von LOPRIORE teilt sich in zwei Perioden. In der ersten beschäftigte er sich mehr mit physiologischen Untersuchungen; aus jener Zeit stammen seine wertvollen Beiträge über die Einwirkung der Kohlensäure, der organischen Säuren, der Röntgenstrahlen und des Wasserstoffes auf das Protoplasma und die Plasmaströmung. Gleichzeitig konnte er über Systematik und Biologie der Amarantaceen arbeiten und begann seine anatomisch-experimentellen Forschungen über Regeneration und Verbänderung der Wurzeln, die erst später in einigen großen Abhandlungen (1897, 1907 und 1910) zum Abschluß kamen.

Diese Untersuchungen wurden in Catania fortgesetzt, wo auch die Studien über Vielkernigkeit der Pollenzellen, über Chlorophyllbildung bei Lichtabschluß vorgenommen und floristische Beiträge verfaßt wurden.

Die zweite Periode deckt sich mit seinen Leistungen als Vorsteher der landwirtschaftlichen Station in Modena. Offizielle

Pflichten und die Kriegsnöte zwangen LOPRIORE, sich mehr landwirtschaftlich-botanischen Arbeiten zu widmen; darunter sind besonders die teilweise mit PUGLIESE veröffentlichten Untersuchungen über die Weide- und Heupflanzen Unteritaliens, mehrere Beiträge zu Mehl- und Brotfragen und die sorgfältige Redaktion der Zeitschrift „Le Stazioni Sperimentali Agrarie Italiane“ hervorzuheben.



Von Pflanzenkrankheiten hat LOPRIORE die Schwärze des Getreides besonders eifrig studiert; später fanden er und SCALIA einen neuen *Exoascus* bei der Röte des Sumaks auf.

LOPRIORE war auf beiden Gebieten, der Botanik und der Landwirtschaft, sehr gut unterrichtet, wozu seine lange Tätigkeit in Berlin zweifellos beigetragen hat. Vor dem Kriege kam er öfters nach Deutschland zurück, um seine alten Freunde zu besuchen, die er gern und oft auf Ausflügen in Sizilien führte. Besonders mit KNY und seiner Familie unterhielt LOPRIORE herzlich freundschaftliche Beziehungen.

Er gehörte unserer Gesellschaft seit 1892 als ordentliches, seit 1927 als korrespondierendes Mitglied an. Außerdem war er Mitglied der Leopoldiner Akademie in Halle, der Accademia Gioenia in Catania, der k. Akademien der Wissenschaften in Turin und Neapel und Ehrenmitglied der Gesellschaft Naturforschender Freunde in Berlin.

Von milder und frohsinniger Natur war LOPRIORE bei Kollegen und Freunden sehr beliebt. Die Schriften der letzten Periode beweisen auch seine gute humanistische Bildung und zeichnen sich durch einen originellen, feinen Humor aus, der die schwierigsten Fragen mit eleganter Klarheit zu umkleiden gestattete.

Verzeichnis der wichtigeren Schriften von G. Lopriore.

1. Studi di patologia vegetale. Bull. Minist. Agricoltura. Roma 1892.
2. Die Schwärze des Getreides. Ber. Bot. Ges. 10. 1892. p. 72-76.
3. Dasselbe. Landwirtsch. Jahrbücher. 23. 1894. p. 969—1008.
4. Über die Einwirkung der Kohlensäure auf das Protoplasma der lebenden Pflanzenzelle. Jahrb. f. wiss. Botanik. 28. 1895. p. 531—626.
5. Über die Regeneration gespaltener Stammspitzen. Ber. Bot. Ges. 17. 1895.
6. Dasselbe. Nova Acta der Leopold. Akademie der Naturf. Halle. 66. 1896. p. 211—286
7. Relazione sul concorso internazionale per la vinificazione nei paesi caldi. Annali Minist. Agricoltura. Vol. 215 1897.
8. Rapporto sulla viticoltura del Reno. Ebenda. Vol. 220. 1899.
9. Azione di alcuni acidi organici su l'accrescimento della cellula vegetale. Nuova Rassegna Agric. Catania 1897. p. 331.
10. Azione dei raggi X sul protoplasma della cellula vegetale. Ebenda. 1897. p. 451.
11. Amarantaceae africanae. I. ENGLERs Botan. Jahrbücher. 27. 1899.
12. Amarantaceae novae. Malpighia. 14. 1900.
13. Amarantaceae africanae. II. ENGLERs Botan. Jahrbücher. 30. 1901.
14. Geographische Verbreitung der Amarantaceen. Ebenda. 30. 1901.
15. Appunti sull'anatomia di alcune Ampelidee. Bul. Accad. Gioenia Sc. Nat. Catania 1901.
16. Azione dell'idrogeno sul movimento del protoplasma in cellule vegetali. Ebenda. Heft 66 1901. 8 pp.
17. Flora lacustre della Sicilia. Ebenda. 1901. 16 pp.
18. Nota sul Lotus sulcatus. Ebenda. 3 pp.
19. Amarantaceae brasilienses. ENGLERs Botan. Jahrbücher. 32. 1902.
20. Contribuzione alla flora dell'Africa orientale. Annuario del R. Istituto Botanico. Roma 1902.
21. Ruggine dei crisantemi. Nuova Rassegna di Agricoltura. Catania 1902.
22. Esperienze su la vitalità dei semi. Ebenda. 1902.
23. Caratteri anatomici delle radici nastriformi. Roma 1902.

24. La fasciazione delle radici in rapporto ad azioni traumatiche. Memorie Accad. Gioenia Sc. Nat. Catania. (4.) 17. 1903. p. 1—56. (Unter Mitarbeitung von G. CONIGLIO.)
25. Pseudostaminodi delle Amarantacee. ASCHERSON-Festschrift. Berlin 1904.
26. Verbänderung infolge des Köpfens. Ber. Bot. Ges. 22. 1904. p. 304—312.
27. Chlorophyllbildung bei partiärem Lichtabschluß. Ebenda. p. 385—393.
28. Künstlich erzeugte Verbänderung bei *Phaseolus multiflorus*. Ebenda. p. 394 - 396
29. Colonizzazione agraria del Mediterraneo. Nuova Rassegna di Agricoltura. Catania 1905.
30. Biologia delle Amarantacee. Contrib. Biol. Veg. von A. BORZÌ. Palermo 1905.
31. Über die Vielkernigkeit der Pollenkörner und Pollenschläuche von *Araucaria Bidwillii*. Ber. Bot. Ges. 23. 1905. p. 335—346.
32. Über die Regeneration von Wurzeln und Stämmen. Berichte des Intern. Bot. Kongresses. Wien 1906.
33. Batteriosi del fico. Nuova Rassegna di Agricoltura. Catania 1906.
34. La fasciazione delle radici in rapporto ad azioni traumatiche. Atti Accad. Gioenia Sc. Nat. Catania. 17. 1905.
35. Biologia dei processi di rigenerazione delle Cormofite. Ebenda. 19. 1906.
36. Über bandförmige Wurzeln. Nova Acta d. Leopold. Akad. Halle. 138. 1907.
37. Homo- und Antitropie in der Bildung von Seitenwurzeln. Ber. Bot. Ges. 26. 1908. p. 299—312.
38. Wein- und Mostfiltration. Wochenschrift f. Brauerei. Berlin. 24. 1908.
39. Am Anapo. Himmel und Erde. Berlin 1908.
40. Die Kauliflorie. Naturwiss. Wochenschrift. Jena 1908.
41. Unter den Papyren. Ebenda. 1908.
42. Zwillingswurzeln. WIESNER-Festschrift. Wien 1908.
43. Grani puntati. Nuova Rassegna di Agricoltura. Catania 1908. p. 1—19.
44. Approvigionamenti e servizi pubblici della Germania. Catania 1909. 146 pp.
45. Studi anatomo-fisiologici sui semi del nespolo del Giappone. Atti Accad. Gioenia Sc. Nat. Catania 1908.
46. Note sulla germinazione dei semi del nespolo del Giappone. Ebenda. 1909.
47. Rassegna di patologia vegetale. Boll. Minist. Agricoltura. Roma 1909.
48. Una nuova foraggera. Stazioni Sperimentali Agrarie. 42. 1909. p. 902.
49. Il pleroma tubuloso, l'endodermide midollare, la frammentazione stelare e la schizorizia nelle radici della Phoenix dactylifera. Memorie Accad. Gioenia Sc. Nat. Catania 1910. (In Verbindung mit L. BUSCALIONI.)
50. Impiego del solfato di rame come preservativo delle conserve alimentari. Stazioni Sperimentali Agrarie. 43. 1910. p. 447.
51. Prova di germinazione con semi di Chloris gayana. Ebenda. 46. 1913. p. 618.
52. Bonaventura Corti. Atti Soc. Nat. Mat. Modena. (4.) 15. 1913. 42 pp.
53. Sul movimento del protoplasma. Annali di Botanica. Roma. 12. 1913. p. 387—393.
54. Su l'acido citrico dei vini. Stazioni Sperim. Agrarie. 47. 1914. p. 431—439.
55 L'acidità dei succhi vegetali come mezzo di difesa contro i parassiti. Annali R. Scuola Sup. di Agric. Portici. 12. 1914. p. 267—280.

56. Su la distribuzione geografica di alcune specie di *Amarantus*. Atti Soc. Nat. Mat. Modena. (5.) 1. 1914. p. 121–130.
57. Rigenerazione della patata. Italia Agricola. 1915
58. Sul valore nutritivo dell'erba falciata la mattina o la sera. Ebenda. p. 556.
59. Applicazione dei metodi fisico-chimici all'analisi dei vini. Annali di Chimica Applicata. 1. 1915. p. 494–502.
60. La crusca e le sue adulterazioni. Stazioni Sperimentali Agrarie. 48. 1915. p. 297–312.
61. Il pane quotidiano. Modena 1915. 168 pp. Mit Literatur.
62. I vini dell'Emilia. Giornale Vinicolo Italiano. 1915.
63 Fieni dei prati stabili italiani. Hoepli. Milano 1915. (In Verbindung mit A. PUGLIESE)
64. Contributi alla soluzione di problemi agrarii derivanti dalla guerra. Stazioni Sperimentali Agrarie. 49. 1916. p. 5–34.
65. Di alcuni ascidii epifilli del rabarbaro comune. Atti Soc. Nat. Mat. Modena (5) 2. 1916. p. 14–30.
66. Il commercio delle sementi da prato negli stati belligeranti. Stazioni Sperimentali Agrarie. 49. 1916. p. 179.
67. Su la puntatura dei grani di frumento. Ebenda. p. 425–435.
68. La medica falcata nel Mezzogiorno d'Italia. Ebenda. p. 649.
69. Flora spontanea e prati artificiali di leguminose nel Mezzogiorno. Propaganda Agricola. Bari. 8. 1916.
70. Alcuni nuovi metodi per determinare la resa delle farine. Stazioni Speriment. Agrarie. 50. 1917. p. 253.
71. L'intorbidamento lattiginoso dei vini. Ebenda. p. 382.
72. Alcune anomalie florali del mais. Ebenda. 51. 1918. p. 5–23.
73. Ereditarietà della fasciazione nelle spighe del mais. Ebenda. p. 415–430.
74. Un nuovo bruco del fagiolo. Atti Soc. Nat. Mat. Modena. (5) 4. 1918. p. 1–14.
75. L'arrossamento delle foglie del sommacco. Stazioni Sperim. Agrarie. 52. 1919. p. 227–236.
76. Genetica sperimentale. Enciclopedia Agraria. Torino 1920.
77. Degenerazione della patata. Italia Agricola. 1920. p. 303–308.
78. L'acido cianidrico nella germinazione dei semi del nespolo del Giappone. Atti Soc. Nat. Mat. Modena. (5.) 5. 1920.
79. Su la germinazione dei semi verdi. Stazioni Speriment. Agrarie. 53. 1920. p. 414.
80. Germinazione dei semi tricotili. Ebenda. 54. 1921. p. 227–247.
81. Di alcuni ibridi nostrali da innesto. Italia Agricola. 1921.
82. Un'apparente infezione peronosporica del frumento. Ebenda. 1921.
83 Il verderame dei tabacchi orientali. Boll. Tecn. Istituto Sperimentale del Tabacco. Scafati 1921.
84. Teratologia sperimentale. Rivista di Biologia. 3. 1921.
85. Una nuova ottima foraggera, Chloris gayana. Stazioni Speriment. Agrarie. 55. 1922.
86. Über Vererbung teratologischer Mißbildungen. Ber. des Internat. Kongresses d. Vererbungswissenschaft. Wien 1922
87. Spighe bifide e spighe ginocchiate. Italia Agricola. 1922. p. 49–54.
88. Stele tabulari di radici nastriformi di *Vicia faba*. Atti Accad. Gioenia Sc. Nat. Catania 1923.

89. Le basse temperature in rapporto alla germinazione dei semi di cuscuta. Stazioni Sperim. Agrarie. 56. 1923 p. 271.
90. Il cosiddetto rinfrescamento delle farine. Ebenda. p. 277.
91. Saggi analitici, chimici e microscopici su alcune farine dell'Emilia. Ebenda. p. 283.
92. La reazione Guareschi. Ebenda. p. 285.
93. Ascidii tuberiformi nel trifoglio violetto. Atti Soc. Nat. Mat. Modena. (5) 6. 1923.
94. Il commercio delle sementi da prato fra gli stati belligeranti durante la guerra. Bul. Inst. Internaz. di Agricoltura. Roma 1923.
95. Spighe anellate di frumento. Italia Agricola. 1923.
96. Homo- und Antitropie bei der Bildung von Seitenwurzeln. Studia Mendeliana. Brünn 1923.
97. Biologia della cuscuta comune. Stazioni Sperim. Agrarie. 57. 1924. p. 314 und 329.
98. Fermentazione delle castagne nei ricci. Ebenda. p. 394.
99. Azione antipatogena dei raggi X. Ebenda. p. 405.
100. Uni e plurinuclearità in piante ed animali. Rivista di Biologia. 6. 1924. p. 301–310.
101. Alcune affinità tra Amarantacee, Nyctaginacee e Cuscutacee. Annali R. Istituto Sup. Agr. Portici. (3). 1. 1926. p. 308—323.
102 Tetradinamia teratologica. Ein Beitrag zum Studium der Variabilität. Ehrenband von Parlatore. Florenz 1928.
103. Die Katalasereaktion und die Biologie des Pollens. Ber. Bot. Ges. 46. 1928. p. 413–423.

Außerdem Nachrufe auf FRANK, JATTA, CUGINI, ULPIANI, DE ROSA, BECCARI.

Frank Schwarz.

Von
KONRAD L. NOACK.

(Mit Bildnistafel.)

Am 12. November 1928 verschied in Eberswalde im 72. Lebensjahr der emeritierte ordentliche Professor der Botanik an der dortigen Forstlichen Hochschule, Geheimer Regierungsrat Professor Dr. FRANK SCHWARZ, Mitglied unserer Gesellschaft seit dem Gründungsjahr.

ERICH FRANK SCHWARZ wurde am 7. Oktober 1857 zu Breslau als Sohn des Chemikers Professor Dr. HEINRICH SCHWARZ geboren und verlebte seine ersten Jugend- und Schuljahre in der schlesischen Hauptstadt. Als sein Vater dann einem Ruf an die Technische Hochschule in Graz folgte, bezog er dort das Gymnasium und bestand im Herbst 1875 die Reifeprüfung. Die Schönheit des steierischen Landes weckte schon frühzeitig in dem Knaben die Liebe zur Natur und förderte, unterstützt durch die väterlichen Anregungen, seine Neigung zur Naturforschung, für die er eine ausgesprochene Begabung zeigte. Dieser Veranlagung entsprechend widmete sich SCHWARZ nach dem Abgang vom Gymnasium naturwissenschaftlichen Studien an der Universität Graz. Ohne zunächst ein bestimmtes Fach ins Auge zu fassen, beschäftigte er sich mit allen Zweigen der Naturwissenschaft, und sein vielseitiges Interesse und Lernbedürfnis führte ihn auch in Vorlesungen über menschliche Anatomie, Histologie und Physiologie. Daneben arbeitete er im chemischen Laboratorium seines Vaters an der Technischen Hochschule, wo er als Hörer inskribiert war, und hier erwarb er sich die eingehenden chemischen Kenntnisse, die ihm später bei seinen botanischen Arbeiten so außerordentlich wertvoll werden sollten.

Den nachhaltigsten Einfluß übten jedoch auf SCHWARZ die Vorlesungen von LEITGEB aus, der sehr bald die großen Fähigkeiten des jungen Studenten erkannte und ihn der Botanik zuzuführen wußte. Unter seiner Anleitung entstand die erste Arbeit, die SCHWARZ noch als Student veröffentlichte, eine Untersuchung über die Entstehung der Löcher und Einbuchtungen an dem Blatte von *Philodendron pertusum* (1), die die früheren Erfahrungen über

die Blattentwicklung von *Pothos* erweiterte und in wichtigen Punkten ergänzte. Im Frühjahr 1880 promovierte SCHWARZ mit einer Arbeit über die Flechtensäuren (2), die in gleicher Weise ein beredtes Zeugnis ablegt für die botanischen wie für die chemischen Kenntnisse des Verfassers.

Nach seiner Promotion verließ SCHWARZ Graz und wandte sich nach Tübingen, wo er zunächst ein Jahr als Praktikant und dann von 1881—83 als Assistent bei PFEFFER tätig war. Aus dieser Zeit stammen verschiedene Veröffentlichungen, die den Einfluß PFEFFERs erkennen lassen. Physiologische Probleme treten in den Vordergrund, und ganz heterogene Dinge sind es, die mit großer Gewissenhaftigkeit und Sorgfalt bearbeitet werden. Die Kritik, die an der Blasenzählmethode geübt worden war, gab Veranlassung zu erneuten Versuchen (3), die unter anderem das wichtige Ergebnis brachten, daß die Blasenausscheidung sofort aufhört, wenn durch Darbieten kohlensäurefreien Wassers den Versuchspflanzen die Möglichkeit zur Assimilation genommen wird. Neben Untersuchungen über den Einfluß der Schwerkraft auf das Längenwachstum der Pflanzen (4) werden die Bedingungen für die Bildung der Wurzelhaare studiert (5). Diese Arbeit erwies nicht nur die Abhängigkeit der Bildung der Wurzelhaare von äußeren Einflüssen, namentlich von der Feuchtigkeit des Standortes, sondern erbrachte auch den schlüssigen Beweis für die vielumstrittene Frage nach der Funktion der Wurzelhaare als Absorptionsorgane für Wasser und Salze.

Im Frühjahr 1883 siedelte SCHWARZ nach seiner Geburtsstadt Breslau über und habilitierte sich dort an dem von COHN geleiteten pflanzenphysiologischen Institut. Durch die lebendige frische Art seiner Vorlesungen vermochte er bald seine Hörer zu fesseln und seine Kollegien, die er über größere und kleinere Gebiete der Anatomie und namentlich der Physiologie las, erfreuten sich daher eines für die damalige Zeit recht beachtenswerten Zulaufs. Besonders ein publicum über Darwinismus machte ihn rasch in weiteren Studentenkreisen bekannt. Die mangelhafte Ausstattung des Breslauer Instituts hinderte ihn jedoch, physiologische Untersuchungen größeren Umfangs in Angriff zu nehmen. Abgesehen von Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung von *Chlamydomonas* und *Euglena* (6), durch die er die geotaktische Empfindlichkeit und Reaktionsfähigkeit dieser Organismen nachwies, mußte er von der Bearbeitung physiologischer Probleme Abstand nehmen und sich auf Untersuchungen

beschränken, zu denen die vorhandenen Mittel die Möglichkeit boten. So entstand 1884 seine Arbeit über die Entwicklungsgeschichte des pflanzlichen Zellkerns nach der Teilung (7), die wertvolle Aufschlüsse über den Wechsel des Chromatingehalts sowie der Kern- und Nukleolengröße während der verschiedenen Stadien der Zellontogenie erbrachte. Diese Untersuchungen führten ihn zu groß angelegten Studien über die chemische Zusammensetzung des Protoplasten. Löslichkeit, Quell- und Fällbarkeit der verschiedenen Bestandteile von Zytoplasma, Kern und Chromatophoren wurden in einer großen Zahl von Reagenzien vergleichend untersucht. Die mit großer Vorsicht ausgewerteten Ergebnisse fanden ihren Niederschlag in einer umfangreichen Veröffentlichung in COHNs Beiträgen zur Biologie der Pflanzen (9) und erschienen auch als Sonderdruck im Verlag von I. U. KERN in Breslau. Die Anschauungen, zu denen SCHWARZ auf Grund seiner Untersuchungen gelangt war, wurden zwar vielfach umstritten, seine scharfsinnige und tatsachenreiche Arbeit fand aber allgemein Anerkennung.

Als im Frühjahr 1888 durch die Berufung LUERSSENs nach Königsberg die botanische Professur an der Forstakademie in Eberswalde frei wurde, bewarb sich SCHWARZ um diese Stelle, mit der zugleich die Leitung der pflanzenphysiologischen Abteilung des preußischen Forstlichen Versuchswesens verbunden war. Dabei lockte ihn besonders die Aussicht, dort seine lange geplanten Untersuchungen über die Physiologie des Wachstums unter günstigen Bedingungen an Hand eines reichen Materials in die Tat umsetzen und zugleich die Waldbaulehre durch pflanzenphysiologische Forschung fördern zu können. Ein äußerst warmes Empfehlungsschreiben COHNs trug mit dazu bei, daß SCHWARZ unter einer großen Zahl von Bewerbern den Ruf nach Eberswalde erhielt und diese Stellung zum Sommer-Semester 1888 antreten konnte. Leider erwartete ihn gleich zu Anfang eine große Enttäuschung. Das Ministerium versagte ihm die Mittel, die er erbeten hatte, um das sehr primitiv ausgestattete Institut mit der wichtigsten optischen und physiologischen Apparatur zu versehen. Es fehlten nicht nur die nötigen Mikroskope, um einen anatomischen Kurs abhalten zu können, sondern es gebrach auch an jeglicher Einrichtung für physiologische Arbeiten, obwohl das Institut doch ganz besonders die Aufgabe hatte, die physiologischen Grundlagen für eine moderne Waldbaulehre zu schaffen. Es bedurfte vieler Jahre und der geduldigen Zähigkeit von SCHWARZ, um aus den schmalen Mitteln des Etats diese Lücken aufzufüllen.

Da er zunächst keine Möglichkeit hatte, seine eigentlichen Arbeitspläne zu verwirklichen, so wandte er sich anderen Fragen seines neuen Aufgabenkreises zu, und die nun folgenden Veröffentlichungen stehen fast ausnahmslos mit forstlich wichtigen Problemen in engem Zusammenhang. Neben einer experimentellen Untersuchung über den Einfluß des Wasser- und Nährstoffgehalts des Sandbodens auf die Wurzelentwicklung von *Pinus silvestris* (12) ist hier vor allem die Monographie über die Erkrankung der Kiefer durch *Cenangium Abietis* zu nennen (15). Das reiche Untersuchungsmaterial und die wichtigen Beobachtungen, die das epidemische Auftreten dieses Pilzes in den Jahren 1891—93 boten, gaben Veranlassung und Möglichkeit, die Lebensgeschichte des Parasiten, der bis dahin für einen harmlosen Saprophyten gegolten hatte, eingehend zu studieren. Die Wissenschaft verdankt diesem Buch eine genaue Kenntnis dieses Schädlings in morphologischer, physiologischer und biologischer Hinsicht, und dem Forstmann gibt es die Möglichkeit in die Hand, bei stärkerem Auftreten durch geeignete Vorbeugungsmaßnahmen ein weiteres Umsichgreifen der Krankheit zu verhindern oder doch wesentlich einzuschränken.

Sein von jeher gehegtes Interesse für die Wirkung von Außenfaktoren auf das Wachstum führte zu einer breit angelegten Untersuchung des Dickenwachstums der Holzgewächse. SCHWARZ erkannte sehr bald, daß die Wachstumsverhältnisse der einheimischen Holzarten so verschieden sind, daß die aufgeworfenen Fragen nur durch die eingehende Untersuchung einer einzelnen Baumart einer Lösung nähergebracht werden konnten, und so beschränkte er sich daher auf die Bearbeitung der Kiefer (16). Durch anatomische Untersuchungen und durch vergleichende Messungen der Jahresringbreite, des Flächenzuwachses und des Spätholzprozents versuchte er Aufschluß über die Faktoren zu erhalten, die das Dickenwachstum beeinflussen. Er stellte fest, daß auch für das Dickenwachstum eine große Periode besteht. Auf Grund meteorologischer Aufzeichnungen und der Standortsverhältnisse seiner Untersuchungsexemplare konnte er die Wirkung von mancherlei Außenfaktoren nachweisen. Das gilt vor allem für die Wasserversorgung und die assimilatorische Leistung, die je nach den Beschattungsverhältnissen und der Ausdehnung der Krone Verschiedenheiten aufweisen, aber auch in einzelnen Jahren durch Raupenfraß und seine Folgen variieren können. Darüber hinaus brachten seine Untersuchungen wichtige Aufschlüsse über die Ursachen der Spätholzbildung überhaupt und über den Wechsel des Spätholzprozents im besonderen. Es zeigte sich, daß die Bildung von Spätholz durch

eine ganze Reihe von Faktoren bedingt ist, die sehr verwickelt ineinandergreifen. Nicht an letzter Stelle stehen hierbei die Festigungsbedürfnisse, denn es ließ sich nachweisen, daß der zunehmende Longitudinaldruck als Reiz auf die Ausgestaltung des Spätholzes wirkt und für die Bildung dieses Festigungsgewebes von wesentlicher Bedeutung ist. Diese Erkenntnisse wurden vor allem an schiefstehenden Stämmen und an solchen mit überhängender Krone gewonnen, deren exzentrisches Wachstum die an zentrisch gewachsenen Stämmen gewonnenen Erkentnisse in vieler Hinsicht festigten und erweiterten.

Diesem Buch folgen nur noch einige kleinere Einzelveröffentlichungen. Es ist dies einmal darauf zurückzuführen, daß SCHWARZ sich in zunehmendem Maße der Ausgestaltung des Lehrbetriebes, des Demonstrationsmaterials und der Sammlungen widmete und sich dieser Aufgabe mit großer Liebe und Sorgfalt unterzog. Zum anderen hinderte ihn seine fast übergroße Gewissenhaftigkeit, eine Reihe begonnener Untersuchungen abzuschließen und die Resultate der Öffentlichkeit zu übergeben. Mit regem Geist und vielseitigem Interesse verfolgte er die Fortschritte auf allen Gebieten der Naturwissenschaften. Er zog aus ihnen immer neue Anregungen und Gesichtspunkte für seine laufenden Untersuchungen, schob damit aber auch ihren Abschluß dauernd hinaus Diesem Schicksal verfiel leider auch seine letzte groß angelegte Arbeit über metachromatische Färbungen. Ausgehend von den kolloidchemischen Erfahrungen über die Farbänderungen gewisser Hydrosole mit dem Dispersitätsgrad und die wechselnden Färbungen von gelartigen Körpern durch solche Lösungen, prüfte er in großem Maßstab die metachromatischen Färbungen der Zellwände, die durch substantive Farbstoffe, hauptsächlich Diazo- und Triazofarbstoffe, hervorgerufen werden. In der Tat ergaben sich mit vielen derartigen Farbstoffen äußerst auffallende Farbunterschiede zwischen Zellulosewänden, verholzten, verkorkten und kutinisierten Wandungen, und diese Farbdifferenzen erlauben Schlüsse auf die Struktur und die Gefügedichte der Zellwandungen. Über die Methode ist zwar eine vorläufige Mitteilung erschienen (20), zur Veröffentlichung der zahllosen Versuche und der in mehrjähriger Arbeit gewonnenen großen Erfahrungen ist es aber nicht mehr gekommen, da SCHWARZ diese Untersuchungen als immer noch nicht genügend abgeschlossen betrachtete. Seine ersten Mitteilungen sind bedauerlicherweise wenig beachtet worden, obwohl sich mit dieser Methode sicherlich manche biologisch wichtigen Resultate erzielen lassen. Aber auch vom rein färbetechnischen Standpunkt aus verdienen diese Arbeiten

Beachtung, denn es lassen sich mit einzelnen dieser Farbstoffe Demonstrationspräparate herstellen, die in ihren Farbkontrasten alle bisher üblichen Färbemetoden übertreffen.

Im Jahre 1892 gab SCHWARZ seine „Forstliche Botanik“ heraus (14), ein speziell für den forstlichen Unterricht zugeschnittenes Lehrbuch, das in der Auswahl des Stoffes den Bedürfnissen der forstlichen Studenten besonders Rechnung trug. Obwohl das Buch schon nach wenigen Jahren vergriffen war, ist es trotz ständigen Drängens des Verlegers zu einer Neuauflage nicht mehr gekommen. Jahrelang hat SCHWARZ an dem Manuskript gearbeitet und vor allem eine große Zahl ausgezeichneter Waldbilder auf seinen Studienreisen zusammengetragen, die in die 2. Auflage aufgenommen werden sollten. Aber die vielen ungeklärten Probleme in der Physiologie der Waldbäume hinderten ihn, seine Arbeit abzuschließen in der Hoffnung, seinen Lesern doch noch etwas besseres bieten zu können als hypothetische Erklärungen.

Ein besonders reges Interesse bekundete SCHWARZ an den Plänen, die nach dem Kriege auf die Umwandlung der Forstakademie in eine Forstliche Hochschule hinzielten. Die Notwendigkeit, das veraltete Direktorialsystem durch eine Hochschulverfassung zu ersetzen, hatte sich nach dem Kriege mehr und mehr fühlbar gemacht und führte in anderen deutschen Ländern bald zu einer Umgestaltung entsprechender Anstalten. In Preußen dagegen begegneten diese Pläne in weiten forstlichen Kreisen und zum Teil auch im Ministerium einem lebhaften Widerstand, an dessen Überwindung SCHWARZ großen Anteil hatte. Seine weitreichenden Verbindungen mit führenden Männern der Wissenschaft und Verwaltung halfen in hervorragendem Masse, die vorhandenen Schwierigkeiten zu beseitigen, und an der Ausgestaltung der neuen Satzungen für die Forstlichen Hochschulen in Preußen hat er sich sehr verdienstvoll beteiligt. Zum Dank für seine aufopfernde Tätigkeit wurde ihm 1921 das erste Rektorat übertragen und seine glänzenden organisatorischen Fähigkeiten führten 1922 zu seiner Wiederwahl. In diesen beiden Rektoratsjahren schuf SCHWARZ die Grundlagen für die Geschäftsführung an der jungen Hochschule, die für alle seine Nachfolger vorbildlich wurde.

Im Jahre 1885 verheiratete sich SCHWARZ mit MARIE RÜMELIN, der Tochter des ehemaligen württembergischen Ministers und damaligen Kanzlers der Universität Tübingen, die er während seines Aufenthalts bei PFEFFER kennengelernt hatte. Der langjährigen und überaus glücklichen Ehe entstammen eine Tochter

und zwei Söhne. Ihnen war es vergönnt, ihre Jugend in einem Elternhaus zu verleben, dessen Harmonie auf jeden Besucher einen tiefen Eindruck machen mußte. Die frische und lebenswarme Natur von SCHWARZ, dessen aufrechter Charakter kein Fehl kannte, sicherte ihm die höchste Wertschätznng aller seiner Kollegen und Freunde. In seinem gastfreien Haus entfaltete er an der Seite seiner klugen und feinsinnigen Frau eine von prächtigem Humor gewürzte Geselligkeit. Unvergleichlich waren seine außerordentlich witzigen Stegreifreden, die er bei solchen Gelegenheiten und im Kreise seiner Studenten zu halten pflegte. Die gleiche Sorgfalt und Liebe, die er dem Unterricht seiner Schüler widmete, brachte er diesen auch außerhalb des Instituts entgegen. Sein warmes Verständnis für die Freuden und Nöte der Studenten öffnete ihm die Herzen aller, die sich hilfesuchend an ihn wandten. Besonders in den schweren Jahren der Nachkriegszeit bewies er seine Hilfsbereitschaft durch Gründung und Organisation der Studentenhilfe, der er lange Jahre als Leiter vorstand. Kein Wunder, daß seine Schüler ihm weit über die Studentenjahre hinaus ihre dankbare Anhänglichkeit bewahrten.

Im glücklichen Besitz vollster körperlicher und geistiger Frische legte SCHWARZ im Frühjahr 1926 sein Amt nieder und ließ sich emeritieren. Seine nach einem arbeits- und erfolgreichen Leben wohlverdiente Ruhe wurde leider bald durch den überraschenden Tod seines Schwiegersohnes getrübt. Und zu diesem harten Schlag gesellte sich nach kurzer Zeit die ernste Sorge um seine schwer erkrankte Frau, die er im Januar 1928 verlor. Obwohl seine vorzügliche Gesundheit ihm noch die Hoffnung auf ein langes Leben versprach, folgte er doch noch im gleichen Jahre seiner Lebensgefährtin. Ein Schlaganfall brachte ihm einen schnellen und ruhigen Tod, wie er ihn sich immer gewünscht hatte.

Verzeichnis der Schriften von Frank Schwarz.

1. Über die Entstehung der Löcher und Einbuchtungen an dem Blatte von *Philodendron pertusum* Schott. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien. 1878. Bd. 77.
2. Chemisch-botanische Untersuchungen über die in den Flechten vorkommenden Flechtensäuren. COHNs Beitr. z. Biologie d. Pflanzen. 1880. Bd. 3.
3. Zur Kritik der Methode des Gasblasenzählens an submersen Wasserpflanzen. Unters. bot. Inst. Tübingen. 1881. Bd. 1.
4. Der Einfluß der Schwerkraft auf das Längenwachstum der Pflanzen. Ebenda. 1881. Bd. 1.

5. Die Wurzelhaare der Pflanzen. Ebenda. 1883. Bd. 1.
6. Der Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung von *Chlamydomonas* und *Euglena*. Ber. d. D. Bot. Ges. 1884. Bd. 2.
7. Beitrag zur Entwicklung des pflanzlichen Zellkerns nach der Teilung. COHNs Beitr. z. Biologie d. Pflanzen. 1884. Bd. 4.
8. Über die chemische Untersuchung des Protoplasmas. Ber. d. D. Bot. Ges. 1886 Bd. 4.
9. Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. COHNs Beitr. z. Biologie d. Pflanzen. 1887. Bd. 5.
10. Entgegnung. Botan. Zeitung. 1887. Bd. 45.
11. Über die Zeit der Entwicklung von *Hysterium Pinastri*. Ztschr. f. Forst- u. Jagdwesen. 1889. Bd. 21.
12. Über den Einfluß des Wasser- und Nährstoffgehaltes des Sandbodens auf die Wurzelentwicklung von *Pinus silvestris* im ersten Jahr. Ebenda. 1892. Bd. 24.
13. Über eine Pilzepidemie an *Pinus silvestris*. Ebenda. 1892. Bd. 24.
14. Forstliche Botanik. Berlin, PAUL PAREY. 1892.
15. Die Erkrankung der Kiefer durch *Cenangium Abietis*. Jena, GUSTAV FISCHER. 1895.
16. Physiologische Untersuchungen über Dickenwachstum und Holzqualität von *Pinus silvestris*. Berlin, PAUL PAREY. 1899.
17. Altert die Kiefer? Ztschr. f. Forst- u. Jagdwesen. 1901. Bd. 33.
18. Der Einfluß des Kalkes auf das Wachstum der Pflanzen. Ebenda. 1912. Bd. 44.
19. Der Fettgehalt des Herbstlaubes. Ebenda. 1918. Bd. 50.
20. Metachromatische Färbungen pflanzlicher Zellwände durch substantive Farbstoffe, I und II. Ber. d. D. Bot. Ges. 1924. Bd. 42.

Wilhelm Wächter.

Von
HUGO MIEHE.

(Mit Bildnistafel.)

Zum ersten Male sah ich WILHELM WÄCHTER, als ich mich im Sommer 1897 unter den Münchener Studenten befand, die SOLEREDER alljährlich in die Alpen zu führen pflegte. Wir wanderten damals von Berchtesgaden über den hohen Göll und weiter nach Salzburg, und noch heute steht mir Wächter, der bereits Doktor und Assistent war, deutlich vor Augen, groß, mit wehendem Havelock und breitkrempigem, schwarzem Filzhut, die grauen Augen halb von den Lidern bedeckt, eine schmale Nase zwischen leicht vortretenden Backenknochen und unter einem schütteren, hängenden Schnurrbart ein skeptischer Mund, in dem sich Virginiazigarren, Zigaretten und kurze Pfeife in ununterbrochener Folge ablösten. In Salzburg war es auch, wo ich ihn zum letzten Male gesehen habe, im Sommer 1926. Er wohnte damals schon seit Jahren auf seiner Besitzung Auli bei Adelholzen und war auf Verabredung nach Salzburg herübergekommen. Wir tranken Prälatenwein im Peterskeller, betrachteten stumm das ergreifende Holzbild des Gekreuzigten von Jacob Adlhardt, wurzelten alsdann im Café Tomaselli, bis der eifrige Kellner allmählich unsere Kaffeetassen mit einem Wall von Wassergläsern umgeben hatte, und schauten schließlich von der Veste auf das unvergeßliche Stück Erde hinab, immer in Gesprächen, die keine Schranken kannten. Dies war die letzte von manchen ähnlichen Zusammenkünften, die in den vergangenen Jahrzehnten, oft nach langen Pausen, bald hier, bald dort stattgefunden haben, in den Gosenschänken und dem Kaffeebaum zu Leipzig, auf Münchner Kellern, bei Herbst in Braunschweig, wo er mit scheuer Verehrung den alten Wilhelm Raabe in seiner Ecke sitzen sah, bei Lutter & Wegener in Berlin, wo der geistreiche, nun auch schon abgeschiedene BENGT LIDFORS den Mittelpunkt der Runde bildete, und an anderen Stätten mehr. Und gleich mir wird manch einer, der diese Zeilen liest, sich solcher Stunden erinnern und in wehmütigem Gedenken WÄCHTER noch einmal vor sich sehen, wie er sich, ohne ausgelassen zu sein, mit Behagen dem Genius der Stunde überließ und als Glied eines gleichgestimmten Kreises

fühlte. Wenn auch nicht eines in jeder Hinsicht gleichgesinnten, denn WÄCHTER, der großen Anteil an der Politik nahm, huldigte einem Sozialismus von fast doktrinärer Färbung und konnte, obwohl er für gewöhnlich sehr gelassen war, in jäh ausbrechender Heftigkeit scharfe Reden führen und lebhafte Wortfehden entfesseln. Dabei war er alles andere als ein Mensch, der nur als Massenbestandteil gelten wollte, vielmehr ein Einzelgänger von starkem Unabhängigkeitssinn, der heftig jeder Einebnung widerstrebte und bei aller theoretischen Gegnerschaft gegen die politischen und gesellschaftlichen Zustände von früher ein starkes Bewußtsein von deutscher Art, in kulturellem wie in völkischem Sinne, besaß.

Seine schwierige und unfügsame Eigenart hat ihn auch wohl damals, als es noch möglich war, daran gehindert, sein Leben im Sinne einer bürgerlichen „Laufbahn" zu gestalten, also etwa sich zu habilitieren, wie sie andrerseits vielleicht manchen ihm sonst wohlgesinnten davon abhielt, ihn so zu fördern, wie es seine Fähigkeiten verdienten. Dazu kam eine gewisse Scheu, öffentlich hervorzutreten, ich kann mich nicht erinnern, ihn, den kenntnisreichen und unermüdlichen Sprecher in kleinem Kreise, jemals öffentlich sprechen gehört zu haben. Selbst bei den geschäftlichen Berichten, die er als Sekretär unserer Gesellschaft abzustatten hatte, schien er oft unter einem leichten Zwange zu stehen. Er war überhaupt im Grunde bescheiden, zurückhaltend, fast etwas schüchtern, dazu ganz ohne Eitelkeit und ohne jeden Sinn für Feierlichkeit des Auftretens. Schließlich darf man, wenn man nach den Ursprüngen seines Schicksals forscht, auch nicht verschweigen, daß ihm bei seinen vielseitigen Interessen, seiner Freude am Umgang mit Menschen und einer gewissen Unstetigkeit — er nannte sich selber einen Bohémien — oft der labor improbus gemangelt hat, ohne den nun einmal kein Erfolg beschieden wird. Deshalb blieb vieles von seinen botanischen, literarischen und anderen Plänen im Zustande der Erwägung stecken, er sprach oft lieber von den Dingen, als ihnen zu Leibe zu rücken. So ist er immer ohne eine Stellung mit weiteren Wirkungsmöglichkeiten geblieben. Doch ist er sich, kritisch wie er war, jener Grenzen bewußt gewesen und hat sich nie in der Rolle eines verkannten Genies gefallen.

Trotz seiner zweifelnden und pessimistischen Lebensauffassung — Schopenhauer, J. P. Jakobsen und Raabe las er am liebsten und kannte er sehr genau — gab es doch etwas, an dem er unbedingt und mit wirklicher Begeisterung (vielleicht der einzigen seines Lebens) gehangen hat, das war die botanische Wissenschaft,

und gab es zwei Männer, denen er, der nur geringen Sinn für Heldenverehrung hatte, zeitlebens besondere Verehrung und Zuneigung bekundet hat, das waren seine Lehrer GOEBEL und PFEFFER. Sicher hat ihn in den letzten Jahren seit 1921, als er wieder nach Bayern zurückgekehrt war und einen fast hoffnungslosen Kampf um sein Dasein zu führen hatte, nichts so sehr geschmerzt, als der Verzicht auf wissenschaftliche Anregung und Arbeit und vor allem auf seine Tätigkeit als Sekretär unserer Gesellschaft, mit der er 14 Jahre verwachsen war.

WILHELM WÄCHTER war ein ausgesprochener Norddeutscher. Er wurde am 23. März 1870 zu Poppenbühl in Schleswig-Holstein als Sohn eines Lehrers geboren. Nach dem Besuch des Gymnasiums in Altona war er sechs Jahre als Lehrling und Gehilfe in Apotheken zu Hamburg, Hildburghausen, Frankfurt a. M. und Kolberg tätig und ging dann als Student nach München. Hier vollzog sich die entscheidende Wendung in seinem Leben, zunächst insofern, als er trotz bestandenen Staatsexamens von seinem Berufe Abschied nahm und als Assistent GOEBELs zu wissenschaftlicher Arbeit überging, dann aber auch in einem allgemeineren Sinne. Er gehörte zu jenen um die damalige Zeit nicht seltenen Norddeutschen, denen das Münchener Leben mehr als eine bloße Studienepisode bedeutete, denen diese eigenartige Stadt zu einer neuen Heimat wurde. Obwohl er dort anfänglich nicht so lange gehaftet hat als anderswo an seiner wechselvollen Wanderstraße, so ist er doch zeit seines Lebens ein Stück München-Schwabinger geblieben. In München hat er sich auch verheiratet mit der Malerin CLARA REINHARD-HORMUTH, der er viel zu verdanken gehabt hat, und die ihm allezeit ein verständnisvoller und tapferer Lebenskamerad gewesen ist. 1897 wurde er zum Doktor promoviert auf Grund einer Abhandlung, welche die Zwiegestalt der Blätter von Wasserpflanzen betraf. Er zeigte in ihr, daß die Bandblätter Hemmungsbildungen sind, die auch in späteren Entwicklungszuständen der Pflanzen durch Änderungen der Lebenslage entstehen können. Nach Erledigung seiner militärischen Dienstpflicht in Berlin und einer kurzen Gehilfentätigkeit in Emden war er 1899 noch ein Semester Assistent bei GOEBEL und ging dann auf über zwei Jahre auf Reisen nach London, Paris und Straßburg i. E. Von 1901—1903 war er in Aachen Assistent WIELERs, wo er eine kleine, in unseren Berichten veröffentlichte Untersuchung über die Richtung der Nadeln bei *Abies* anstellte und nachwies, daß die „gescheitelte“ Blattstellung vornehmlich durch die Lichtrichtung bestimmt wird.

Im Winter 1903 sah ich WÄCHTER im Leipziger Botanischen Institut auftauchen und wurde zum ersten Male persönlich mit ihm bekannt. Hier in dem regen wissenschaftlichen Leben, dessen Mittelpunkt WILHELM PFEFFER war, hat er sich sehr wohl gefühlt und eifrig gearbeitet. Es entstand eine Reihe von Schriften, die wohl das wesentlichste seiner Forscherarbeit darstellen. Er verfolgte zunächst im Anschluß an die Untersuchungen PURIEWITSCHs über die Entleerung des Endosperms die entsprechenden Vorgänge an der Küchenzwiebel. In zwei kritischen und sorgfältigen Arbeiten stellte er zunächst fest, daß mehrere Zuckerarten in den Säften der Zwiebelschalen vorhanden sind, die sich aber in bezug auf ihren Austritt aus den Zellen nicht sonderlich unterscheiden. Die bald auftretende Hemmung des Austritts ist nicht die Folge der zunehmenden Konzentration der Außenflüssigkeit, sondern muß auf Permeabilitätsänderungen der Protoplasten beruhen. Weiterhin wies er nach, daß zwischen 35° und 40° der Anteil des invertierbaren Zuckers in den Zwiebeln stark ansteigt, ja daß sogar etwas Stärke auftritt, daß aber beim Austreiben dieser Zucker fast ganz verschwindet. Weitere Studien, die er teils schon in Leipzig, teils später in Berlin aufnahm bzw. vollendete, betrafen nastische Blattbewegungen. Er entdeckte, daß die Blätter von *Callisia* ausgesprochen auf gasförmige Verunreinigungen der Luft reagieren, indem sie sich ziemlich schnell abwärts biegen, und daß sie auch eine ähnliche Bewegung unter Wasser ausführen, merkwürdigerweise aber nur im Lichte.

Im Winter 1905 siedelte WÄCHTER nach Berlin über und trat als Assistent von KARL MÜLLER, unserem damaligen Sekretär, in die pflanzenphysiologische Versuchsstation der Gärtnerlehranstalt in Dahlem ein, wo er zwei Jahre bis zum Tode KARL MÜLLERs gewirkt hat. Da er nicht sein Nachfolger wurde — eine Enttäuschung, die er sehr schmerzlich empfunden hat —, erwählte er sich als Arbeitsstätte das botanische Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule, wo er von 1907—1909 KNYs Assistent war und weiter bis 1921 als Gast, gelegentlich auch als Hilfsassistent tätig gewesen ist. Hier traf ich ihn wieder, als ich im Herbst 1916 die Leitung dieses Instituts übernahm. Daneben war er auch als wissenschaftlicher Mitarbeiter im Preußischen Institut für Wasser-, Boden- und Lufthygiene beschäftigt. Obwohl nicht Nachfolger MÜLLERs im Staatsamt, wurde er doch sein Nachfolger als Sekretär der Deutschen Botanischen Gesellschaft. Er hat ihre Geschäfte von 1907—1921 mit besonderer Freude und Hingabe geführt. In diesen Jahren entstanden noch einige Abhandlungen,

so eine Untersuchung der eigenartigen Bäumchenbildung der grünen Penizillien. Er vermochte durch Kulturversuche zu beweisen, daß der Koremienwuchs nicht von der Kulturbedingung abhängt, sondern ein erbliches Merkmal bestimmter Rassen ist. Ferner studierte er eine Aufwärtsbewegung, welche die oberen Blättchen von *Myriophyllum* machen, wenn die Sprosse geköpft werden, und die auf eine Korrelation zwischen Sproßscheitel und Wachstumsfähigkeit der nächsten Blätter hindeutet. Schließlich hat er in zwei Mitteilungen unter Berücksichtigung der Literatur und an der Hand etlicher eigener Beobachtungen die schwierige Frage der Entwicklung des Wurzelsystems von Bäumen und ihrer Beziehung zum Grundwasser behandelt. Auch verdient noch Erwähnung, daß er Herausgeber der im Verlag Gebrüder Borntraeger erscheinenden „Bibliothek für naturwissenschaftliche Praxis" war und von 1910—1913 sieben Bändchen herausgebracht hat.

So lebte er ohne große Ansprüche an äußere Lebenshaltung gemächlich in Steglitz, wo auch Frau Wächter ihre Malerwerkstatt aufgeschlagen hatte. Sein Vergnügen am Umgang mit wissenschaftlich gleichgerichteten Menschen, seine Neigung zur Botanik fand dauernde Nahrung in den Sitzungen unserer Gesellschaft und ihren Nachsitzungen im Steglitzer Ratskeller, sowie in den jährlichen Generalversammlungen, die den von Natur Wanderlustigen an den verschiedensten Orten Deutschlands mit den Vertretern der zeitgenössischen Botanik in Berührung brachten. Da kam der Weltkrieg und nach ihm der Zusammenbruch mit allen seinen furchtbaren Folgen. Gleich so vielen anderen, die bei bescheidenen Ansprüchen ein Leben nach ihrer Neigung führen konnten, wurde er jählings in den Wirbel hineingerissen, den die sinkende Währung verursachte, und fand sich im Alter von 50 Jahren im Angesichte eines Kampfes um das bare Leben. Er versuchte seine Mittel vor der Entwertung zu retten, sprach von Warenkäufen und ähnlichen Geschäften, dachte an den Vertrieb eines pharmazeutischen Präparates, erwarb dann aber schließlich ein Villengrundstück bei Adelholzen in der Südostecke von Bayern, ohne daß er jedoch in der Folge wesentliche Einnahmen daraus erzielen konnte. Auch für den Anbau von Arzneipflanzen erwies es sich nicht als geeignet. Inzwischen hatte er nämlich Verbindung mit einer jener damals aufstrebenden Gesellschaften zur Verwertung einheimischer Heil- und Gewürzpflanzen aufgenommen, verfaßte für sie ein Vademecum und arbeitete einige Jahre als ihr botanischer Berater, bis auch diese Beschäftigung ein Ende fand. Nun schrieb er mehr als früher für Tageszeitungen, populäre und pharma-

zeutische Organe — ein sehr hübscher Aufsatz über Chamisso ist mir erinnerlich —, hat auch an meiner Naturwissenschaftlichen Wochenschrift mitgearbeitet, wo er eine sehr gute biographische Skizze August Schulzs veröffentlichte sowie eine Reihe von Rezensionen. Überhaupt hatte er eine ausgeprägte journalistische Begabung und schrieb einen guten Stil, der auch seine ausführlichen Briefe ungemein anziehend machte. Seine Bemühungen, zum Apothekerberuf zurückzukehren, die er natürlich auch machte, waren erfolglos; man verweigerte ihm die Konzession mit der Begründung, er sei der Praxis zu fremd geworden. Ebenso erfolglos blieb ein Versuch, die preußische Regierung für die Errichtung einer neuen Gärtnerlehranstalt zu interessieren.

So hat er sich gewehrt, aber die Sorgen blieben und begleiteten ihn die letzten Jahre hindurch, bis schließlich am 26. Juni 1928 das Leben des ruhelosen Wanderers nach schwerer Krankheit zu Ende ging.

Liste der Schriften.

1. Beiträge zur Kenntnis einiger Wasserpflanzen. Flora 1897. Bd. 83 und ebenda Bd. 84.
2. *Jenmania Goebelii*, eine neue Flechtengattung. Ebenda 1897. Bd. 84.
3. Zur Kenntnis der richtenden Wirkung des Lichtes auf Koniferennadeln. Ber. der Deutsch. Botan. Gesellsch. 1903. Bd. 21.
4. Chemonastische Bewegungen der Blätter von *Callisia repens*. Ebenda 1905. Bd. 23.
5. Wundverschluß bei *Hippuris vulgaris* L. Beihefte z. Botan. Zentralbl. 1. Abt. 1905.
6. Untersuchungen über den Austritt von Zucker aus den Zellen der Speicherorgane von *Allium Cepa* und *Beta vulgaris*. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik 1905. Bd. 41
7. Über das Verhältnis der in den Zwiebeln von *Allium Cepa* vorkommenden Zuckerarten. Ebenda 1908. Bd. 45.
8. Beobachtungen über die Bewegungen der Blätter von *Myriophyllum prosepinacoides*. Ebenda 1909. Bd. 46.
9. Über die Koremien des *Penicillium glaucum*. Ebenda 1910. Bd. 48.
10. Hydronastische Bewegungen der Blätter von *Callisia repens* L. Ebenda 1914. Bd. 53.
11. Das Wurzelwachstum der Pflanzen unter besonderer Berücksichtigung der Grundwasserverhältnisse. Mitteilungen aus der Kgl. Landesanstalt für Wasserhygiene. Heft 21, 1916 und ebenda Heft 26, 1921.
12. Vademecum für Sammler von Arznei- und Gewürzpflanzen. Cölleda 1921.
13. August Schulz †. Naturwissensch. Wochenschrift 1922. Bd. 21.
14. Europäische Nutzpflanzen. Berlin 1923. de Gruyter.

Mitgliederliste.

(Abgeschlossen am 15. März 1929.)

Ehrenmitglieder.

Bower, F. O., F. R. S., Professor der Botanik in **Ripon,** Yorkshire (England), 2 The Crescent. Erwählt am 12. September 1907.

Marloth, Dr. **Rudolf,** Professor in **Kapstadt** (Südafrika), P. O. Box 359. Erwählt am 27. November 1925.

Nawaschin, Dr. **Sergius,** Professor, Direktor des Timiriaseff Staatsinstitutes f. d. wissenschaftl. Naturforschung, in **Moskau,** Piatnitzkaja 48. Erwählt am 12. September 1907.

Prain, Sir **David,** F. R. S., in **Warlingham,** Surrey (England), The Well Farm. Erwählt am 12. September 1907.

Thaxter, Dr. **Roland,** em. Professor der Botanik an der Harvard-Universität in **Cambridge,** Mass. (U. S. A.), 7 Scott-Str. Erwählt am 12. September 1907.

de Vries, Dr. **Hugo,** Professor der Botanik an der Universität Amsterdam, in **Lunteren,** de Boeckhorst (Holland). Erwählt am 24. September 1891.

Winogradsky, Dr. **Sergius,** Professor in **Paris,** Inst. Pasteur, rue Dutot 23. Erwählt am 12. September 1907.

Korrespondierende Mitglieder.

Béguinot, Dr. **Augusto,** Professor und Direktor des Botanischen Institutes und Gartens der Universität in **Modena.**

Beijerinck, Dr. **M. W.,** Professor am Polytechnikum in Delft (Holland), in **Gossen** bei **Deventer.**

Bose, Sir **Jagadis Chunda,** Professor an der Universität, Direktor des Bose-Research-Institutes in **Calcutta.**

Briquet, Dr. **John,** Conservatoire et Jardin Botaniques, in **Genf,** La Console, Route de Lausanne 192.

Buscalioni, Dr. **Luigi,** Professor der Botanik und Direktor des Botanischen Gartens in **Palermo.**

Cajander, Dr. **A. K.,** Professor, Exzellenz, Generaldirektor der Finnischen Staatsforsten in **Helsingfors.**

Cavara, Dr. **Fr.,** Professor der Botanik und Direktor des Botanischen Gartens in **Neapel.**

Chodat, Dr. **Robert,** ord. Professor der Botanik und Direktor des Botanischen Instituts der Universität in **Genf.**

Christ, Dr. **Hermann,** Oberlandesgerichtsrat in **Riehen** bei Basel, Burgstraße 110.

Elfving, Dr. **Fredrik,** emer. Professor an der Universität in **Helsingfors.**

Guignard, Dr. **Léon,** Professor der Botanik in **Paris.**

Harper, R. A., Professor an der Columbia-Universität in **New York** (U. S. A.).

Hitchcock, A. S., Senior Botanist in charge of Systematic Agrostology in **Washington** (D. C.), Department of Agriculture.

/ **Ikeno,** Dr. **S.,** Professor an der Universität in **Tokio.**

/ **Juel,** Dr. **Hans Oskar,** ord. Professor der Botanik an der Universität, Direktor des Botanischen Gartens und Museums in **Uppsala.**

Lecomte, Dr., Professor, Direktor der Botanischen Abteilung (Phanérogamie) am Musée d'Histoire Naturelle in **Paris,** Rue Cuvier.

Mangin, Dr., Professor, Direktor am Musée d'Histoire Naturelle in **Paris,** Rue Cuvier.

Merrill, Elmer D., Professor, Dean of the College of Agriculture, University of California in **Berkeley** (U. S. A.), California.

Miyoshi, Dr. **Manabu,** Professor an der Universität in **Tokio,** Botan. Inst.

Murbeck, Dr. **Svante,** Professor, Direktor em. in **Lund** (Schweden).

Oliver, F. W., F. R. S., Professor der Botanik am University College in London, Ballards Barn, **Limpsfield Common** (Surrey, England).

Ridley, H. N., M. A., in **Kew** (England), Surrey, 7 Cumberland Rd

Robinson, Dr. **B. L.,** Professor an der Universität und Kurator des Gray-Herbariums in **Cambridge,** Mass. (U. S. A.).

Scott, Dr. **D. H.,** in **East Oakley House,** Oakley, Hants (England).

Seward, A. C., Professor in **Cambridge,** The Master's Lodge, Downing College.

Stapf, Dr. **Otto,** in **Kew,** Surrey (England), 80 Bushwood Rd.

Trelease, William, Professor an der University of Illinois in **Urbana** (Illinois, U. S. A.).

Went, Dr. **F. A. F. C.,** ord. Professor der Botanik und Direktor des Botanischen Gartens in **Utrecht** (Holland), Nieuwe Gracht 187.

Wildeman, Dr. **Em. de,** Professor, Direktor des Botan. Gartens in **Brüssel.**

Willis, Dr. **John Chr.,** F. R. S. in **Deepdene,** Cambridge (England), Cavendish Avenue.

Mitglieder.

Abromeit, Dr. **Johannes,** a. o. Professor der Botanik an der Albertus-Universität in **Königsberg i. Pr**, Goltzallee 28a.

Agamow, Saribek, Laborant für Botanik an der Universität in **Baku** (Kaukasus), Ulica Swobodi 98 (Birzevaja).

Agharkar, Dr. **Shankar,** Ghose Professor der Botanik an der Universität in **Calcutta** (Brit.-Indien), Ballyganj Circular Road 35.

Åkermann, Dr. **Åke,** in **Svalöf** (Schweden), Sveriges Utsädesförening.

Alexandrov, Dr. **Wasily G.,** Professor der Anatomie und Physiologie der Pflanzen an der Universität in **Tomsk** (Sibirien), Pflanzenphysiologisches Laboratorium.

Allorge, Dr. **Pierre,** Unterdirektor des Laboratoriums für Kryptogamenkunde am Naturhistorischen Museum in **Paris XIII,** 7 rue des Wallons.

Alvarado, Dr. **Salustio,** Professor der Biologie am Instituto Nacional in **Tarragona** (Spanien), Carretera de Barcelona Nr. 3, chalet.

Anders, Gustav, Mittelschullehrer in **Berlin-Charlottenburg 9,** Königin-Elisabeth-Str. 50.

Anders, Josef, Schuldirektor i. R. in **Böhmisch-Leipa** (Böhmen), Parkstr.

Anderson, Dr. **Donald B.,** Assistent-Prof. of Botany am North Carolina State College in **Raleigh N. C.** (Amerika).

André, Dr. **Hans,** Privatdozent f. Botanik in **Köln,** Alteburger Wall 12, IV.

Andres, Heinrich, in **Bonn a. Rh.,** Argelanderstr. 124, II.

Appel, Dr. **Otto,** Geh. Regierungsrat, Direktor der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Honorarprofessor an der Landwirtsch. Hochschule, in **Berlin-Dahlem,** Königin-Luise-Str. 17.

Arbeláez, Dr. **Enrique Pérez** aus Kolumbien, z. Zt. in **München,** Botanisches Institut, Menzinger Str. 13.

Arisz, Dr. **W. H.,** Professor der Pflanzenphysiologie an der Reichsuniversität in **Groningen** (Holland), Nieuwe Kijkintjatstraat 84.

Arrhenius, Dr. **Olof,** in **Stockholm 6,** Gamla Haga.

Arthur, Dr. **J. C.,** Professor em. der Botanik an der Purdue University, Agricultural Experiment Station, Department of Botany, in **Lafayette,** Indiana (U. S. A.).

Baas Becking, Dr. **L. G. M.** Professor an der **Stanford University,** Cal. U. S. A.

Bach, Dr. **Heinrich,** Professor in **Stuttgart-Ost,** Teckstr. 81.

Bachmann, Dr. **Ewald**, Konrektor i. R., Realgymnasialprofessor in **Radebeul** bei Dresden, Moltkestr. 24.

Bachmann, Dr. **Fritz**, Professor, Privatdozent, 1. Assistent am Botanischen Institut der Universität in **Leipzig**, Linnéstr. 1.

Bachmann, Dr. **Hans**, Professor der Naturgeschichte an der höheren Lehranstalt des Kantons Luzern, in **Luzern**, Brambergstr. 5a.

Backer, **C. A.**, in **Pasoeroean** (Java), Probolinggoweg 14.

Balde, **Hans Th.**, Apotheker in **Braunschweig**, Allerstr. 44, I.

Baranow, **Paul**, Direktor des Botanischen Instituts der Mittelasiatischen Universität in **Taschkent**, U. S. S. R., Balyktschinskaja 8.

Bartke, **Richard**, Oberstudienrat i. R., Professor, in **Cottbus**, Lessingstraße 1, I.

Baesecke, Dr. **Paul**, Apotheker in **Braunschweig**, Eiermarkt 1, Martini-Apotheke.

Bauch, Dr. **K.**, Studienrat an der Kirschner-Oberrealschule zu Berlin-Moabit in **Berlin NW 87**, Elberfelder Str. 36.

Bauch, Dr. **Robert**, Privatdozent in **Rostock**, Botanisches Institut, Doberaner Str. 143.

Baur, Dr. med. et phil. **Erwin**, Dr. agr. h. c., o. Professor an der Landwirtschaftlichen Hochschule Berlin, Direktor des Kaiser Wilhelm-Instituts für Züchtungsforschung in **Müncheberg** (Mark).

Bavendamm, Dr. **Werner**, Privatdozent der Botanik an der Forstlichen Hochschule Tharandt und der Technischen Hochschule Dresden in **Tharandt** bei Dresden, Sidonienstr. 166B.

Beatus, **Richard**, cand. rer. nat. in **Tübingen**, Münzgasse 13.

Beck-Mannagetta, Dr. **Günther**, Hofrat, Professor i. R., ehem. Vorstand des botan. Instituts der Deutschen Universität in **Prag** VII, Veletržni 29, Tschechoslovakei.

Beck, Dr. **Olga**, Hauptschullehrerin in **Wien XVIII**, Währinger Str. 190, I. Stg. I/10.

Becker, Dr. **Karl Ernst**, Vorsteher der Botanischen Abteilung der Anhaltischen Versuchsstation Bernburg und Leiter der Hauptstelle für Pflanzenschutz in Anhalt, in **Bernburg a. S.**, Annenstr. 23, I.

Beer, **Anton**, Garteninspektor am Botan. Garten der Universität in **Innsbruck.**

Beger, Frau Dr. **Else**, in **Berlin-Grunewald**, Ilmenauer Str. 9b.

Beger, Dr. **Herbert**, Wissenschaftl. Mitarbeiter an der Preußischen Landesanstalt für Wasser-, Boden- und Lufthygiene in Berlin-Dahlem, in **Berlin-Grunewald**, Ilmenauer Str. 9b.

Béguinot, Dr. **Augusto**, Professor und Direktor des botanischen Instituts und Gartens der Universität in **Modena.**

Behrens, Dr. **Johannes**, Professor, Geh. Oberregierungsrat, in **Hildesheim**, Küchenthalstr. 15.

Behrisch, **Richard**, Assistent in **Göttingen**, Nikolausbergerweg 7, Hauptstelle für Pflanzenschutz der Landwirtschaftskammer für die Provinz Hannover.

Benecke, Dr. **Wilhelm**, o. Professor der Botanik, Direktor des Botan. Instituts und Gartens in **Münster i. W.**, Am Kreuztor 5.

Bergdolt, Dr. **Ernst**, in **München 19**, Nymphenburgerstraße 207.

Bersa, Dr. **Egon**, Privatdozent f. Anatomie und Physiologie der Pflanzen, Assistent am pflanzenphysiologischen Institut der Universität in **Graz** (Österr.), Schubertstr. 53.

Berthold, Dr. **Gottfried**, Geh. Regierungsrat, em. Universitätsprofessor in **Göttingen**, Wilhelm-Weber-Str. 33.

Bertsch, Dr. **Karl**, Oberreallehrer in **Ravensburg**, Karlstr. 8.

Bessey, **Ernst Athearn**, Ph. D., Professor der Botanik am Michigan State College in **East Lansing**, Michigan (U. S. A.), University Drive 213.

Bethge, Dr. **Hans**, Studienrat in **Potsdam-Wildpark.**

Beyer, Dr. **Adolf**, in **Berlin-Steglitz**, Friedrichsruher Str. 4.

Bierbrodt, **Wilhelm**, Rektor der Städt. höheren Mädchenschule in **Kamen** (Westf.), Oststr. 15.

Blakeslee, Dr. **Albert F.**, Professor, Carnegie Station **Cold Spring Harbor**, L. I., N. Y., U. S. A.

Bleier, Dr. **Hubert**, Assistent an der Lehrkanzel für Phytopathologie der Hochschule für Bodenkultur in **Wien XVIII.**

Bloch, Dr. **Robert**, in **Charlottenburg 2**, Knesebeckstr. 83.

Blochwitz, **Adalbert**, Oberlehrer a. D. in **Berlin N 20**, Buttmannstr. 7, Hof l. Erdg.

Blum, Dr. **Gebhard**, Privatdozent in **Freiburg** (Schweiz), Bot. Institut d. Universität, Gambachstr. 5.

Boas, Dr. **Friedrich**, Professor der Botanik an der Hochschule Weihenstephan im Verband der Technischen Hochschule München, in **Freising**, Ruppstr. 23.

Bobko, **Eugen**, Professor an d. landwirtschaftl. Hochschule in **Omsk** (Sibirien), Laboratorium für Agrikulturchemie.

Bode, Dr. **Hans Robert**, Assistent am Botan. Institut der Universität in **Bonn a. Rhein**, Poppelsdorfer Schloß.

Bode, Dr., Assistent am Institut für Gärungsgewerbe in Berlin N, Seestr. 61, in **Hermsdorf** bei Berlin, Augusta-Victoria-Str. 3.

Bogen, Alfred, Magistratsschulrat in **Magdeburg,** Große Diesdorfer Str. 21, III.

Böhmer, Karl, stud. rer. nat., Anschrift z. Zt. unbekannt.

Böning, Dr. **Karl,** wiss. Hilfsarbeiter an der bayr. Landesanstalt für Pflanzenbau und Pflanzenschutz in **München,** Liebigstr. 25.

Boresch, Dr. **Karl,** Professor für Pflanzenernährung an der Landw. Abteilung der Prager Deutschen Technischen Hochschule in **Tetschen-Liebwerd.**

Borissow, Georg, Assistent in **Wladikawkas** (Rußland), Agronomisches Institut.

Börner, Dr. **Carl,** Oberregierungsrat und Mitglied der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft zu Berlin-Dahlem, Leiter der Zweigstelle in **Naumburg a. S.,** Weißenfelser Str. 57.

Bortels, Dr. **Hermann,** Assistent, in **Berlin-Dahlem,** Lentze-Allee 56.

Boschan, Georg, Kaufmann, Kommerzienrat in **Wien XIX,** Weimarer Str. 94.

Bose, S. R., D. Sc., F. R. S. E., F. L. S., Professor der Botanik am Carmichael Medical College in **Calcutta** (Indien).

Boss, Dr. **Georg,** in **Wiesbaden-Biebrich,** Wiesbadener Str. 69.

Branscheidt, Dr. **Paul,** Assistent am Botanischen Institut der Universität, in **Würzburg,** Unterer Dallenbergweg 6.

Brauner, Dr. **Leo,** Privatdozent für Botanik, Assistent am Botanischen Institut in **Jena,** Botan. Institut der Universität.

Braunholz, Dr. **Kuno,** Studienrat in **Braunschweig,** Wachholtzstr. 3.

Bredemann, Dr. **Gustav,** Ordentl. Professor an der Universität und Direktor des Instituts für angewandte Botanik, in **Hamburg 36,** Bei den Kirchhöfen 14.

Bremekamp, Dr. **C. E. B.,** Professor am Transvaal University College, in **Pretoria** (Südafrika), Parkstraat 603.

Brenner, Dr. **Widar,** Dozent an der Universität in **Helsingfors,** Botan. Institut.

Breslawetz, Frau **Lidia P.,** in **Moskau,** Pjatnitzkaja 48, Institut für wissenschaftl. Forschung.

Brieger, Dr. **Friedrich,** Privatdozent an d. Universität Berlin, in **Berlin-Dahlem,** Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Boltzmannstr.

Bröske, Dr. **Max,** Schlachthof-Direktor in **Hindenburg O.-S.,** Glückaufstraße 32 A.

Brückner, Dr. **Gerhard,** Wissenschaftl. Hilfsarbeiter im Institut f. Müllerei der Preuß. Versuchs- und Forschungsanstalt f. Getreideverarbeitung, in **Berlin-Pankow,** Brixener Str. 61, III.

Bücher, Dr. **Hermann**, Wirklicher Legationsrat a. D. in **Berlin NW 40**, Friedr.-Karl-Ufer 2/4.

Buchheim, Dr. **Alexander**, Dozent f. Phytopathologie an der Landwirtschaftl. Akademie in **Moskau** (Zentrum), Lobkowsky pereulok 2, Wohnung 26.

Bucholtz, Alexander F., Assistent für Pflanzenphysiologie am Missouri Botanical Garden in **St. Louis, Mo.** (U. S. A.).

Budde, Dr. **Hermann**, Studienassessor in **Dortmund**, Roonstr. 37.

Buder, Dr. **Johannes**, o. Professor der Botanik, Direktor des Botanischen Instituts und Gartens in **Breslau 9**, Göppertstr. 2.

Büren, Dr. **Günther v.**, Assistent am Botanischen Institut der Universität und Privatdozent an der Universität in **Bern**, Aebistr. 11, I.

Burgeff, Dr. **Hans**, o. Professor d. Botanik und Direktor d. Botanischen Gartens und Instituts der Universität in **Würzburg**, Klinikstr. 1.

Burret, Dr. **Max**, Kustos und Professor am Botanischen Garten der Universität Berlin in Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Str. 6/8, Wohnung in **Berlin-Steglitz**, Kleiststr. 23, II.

Buscalioni, Dr. **Luigi**, Professor der Botanik und Direktor des Botanischen Gartens in **Palermo.**

Busse, Dr. **Julius**, o. Professor an der Forstlichen Hochschule in **Tharandt** (Sachsen), Bismarckstr. 8 P.

Busse, Dr. **Walter**, Geh. Ob.-Reg.-Rat, Delegierter des Deutschen Reiches beim Internationalen Landwirtschaftsinstitut in **Rom (127)**, Via Nomentana 261.

Buxbaum, Dr. **Franz**, emer. Universitäts-Assistent, in **Neubistritz** (Tschechoslowakei).

Cammerloher, Dr. **Hermann**, Privatdozent, Assistent am Botanischen Institut der Universität in **Wien III/3**, Rennweg 14.

Cavara, Dr. **Fridiano**, Professor der Botanik an der Universität, Direktor des Botanischen Gartens und Instituts in **Neapel** (Italien), Via Foria Nr. 223.

Chodat, Dr. **Robert**, o. Professor der Botanik und Direktor des Botanischen Instituts der Universität in **Genf** (Schweiz).

Cholodny, Dr. **Nikolaus**, Professor an der Universität (I. N. O.) in **Kiew** (Ukraine), Ul. Korolenko 58.

Christensen, **Carl**, Museumsinspektor am Botanischen Museum in **Kopenhagen**, Skaanesgade 6.

Christiansen, **Marie**, in **Hamburg 36**, Institut für allgemeine Botanik, Jungiusstr. 6.

Christiansen, Dr. **Werner,** Wissensch. Hilfsarbeiter am Bakteriologischen Institut der Preuß. Versuchs- und Forschungsanstalt für Milchwirtschaft in **Kiel,** Winterbekerweg 20.

Christiansen, Willi, Mittelschullehrer in **Kiel-Gaarden,** Brommystr. 36.

Christiansen-Weniger, Dr. **Friedrich,** Professor, z. Zt. in **Angora** (Türkei), Landwirtschaftsministerium.

Claus, Dr. **Georg,** Assistent in **Freising-Weihenstephan,** Landwirtsch. Hochschule.

Clausen, Dr. **Peter,** Studienrat in **Kiel,** Kleiststr. 27, II.

Claußen, Dr. **Peter,** o. Professor der Botanik in **Marburg** (Lahn), Deutschhausstr. 28, I.

Collander, Dr. **Runar,** Dozent für Pflanzenphysiologie und Assistent am Botanischen Institut in **Helsingfors** (Finnland), Auroragatan 13.

Correns, Dr. **C.,** Geh. Regierungsrat, Professor an der Universität, 1. Direktor d. Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie, Mitglied der Akad. der Wissenschaften, in **Berlin-Dahlem,** Boltzmannstr.

Crüger, Dr. **Otto,** Direktor der Hauptstelle für Pflanzenschutz in **Königsberg i. Pr.,** Beethovenstr. 24/26.

Cullmann, C. Ph. Hermann, Studienrat in **Idar** a. Nahe, Rheinland, Hauptstr. 83.

Cunze, Dr. **Reinhard,** Studienrat in **Braunschweig,** Fasanenstr. 52.

Czaja, Dr. **Alphons Theodor,** Privatdozent an der Universität Berlin, in **Berlin-Dahlem,** Pflanzenphysiologisches Institut, Königin-Luise-Str. 1—3.

Czurda, Dr. **Viktor,** Assistent am pflanzenphysiologischen Institut der deutschen Universität in **Prag II,** Viničná 3a, Wohnung Prag II, Ječná 9.

✓ **Dahlgren,** Dr. **K. V. Ossian,** Dozent an der Universität in **Uppsala** (Schweden), Eriksgatan 27.

Dahm, Dr. **Paul,** in **Bonn,** Bennauerstr. 54.

Danilov, Dr. **A. N.,** Konservator am Botan. Garten in **Petersburg (Leningrad),** Pessotschnaja 2.

Darbishire, Dr. **Otto Vernon,** Professor der Botanik an der Universität in **Bristol** (England), The University.

Degen, Dr. **Arpad von,** K. ung. Hofrat, Oberdirektor der K. ung. Samenkontrollstation, Dozent an der Universität in **Budapest II,** Kis-Rochusgasse 15.

Degenkolbe, Hans, Apotheker in **Siedenburg** (Hannover).

Dekaprelevitsch, Dr. **Leonard L.,** Professor am Polytechnischen Institut in **Tiflis** (Transkaukasien), Botanischer Garten.

Delitsch, Dr. **Heinrich,** Studienassessor in **Lichtenstein-Callnberg,** Angergasse 1.

Demeter, Dr. **Karl J.,** Leiter der Bakteriolog. Abteil. an der Südd. Forschungsanstalt f. Milchwirtschaft in Weihenstephan, in **Freising Obb.,** Haydstr. 16.

Dengler, Dr. **Alfred,** Professor der Forstwissenschaft (Waldbau) an der Forstl. Hochschule in **Eberswalde,** Brunnenstraße 27.

Detmer, Dr. **Wilhelm,** o. Professor der Botanik an der Universität in **Jena,** Sonnenbergstr. 1a.

Dibbelt, Dr. **Otto,** Studienrat, Leiter des Kolberger Museums, in **Kolberg,** Ostsee, Wallstr. 55, I.

Diels, Dr. **Ludwig,** o. Professor an der Universität, Generaldirektor d. Botan. Gartens und Museums in **Berlin-Dahlem,** Königin-Luise-Str. 6—8.

Dieterich, Dr. **Victor,** Oberforstrat in **Stuttgart,** Relenbergstr. 51, pt.

Dingler, Dr. med. et phil. **Hermann,** Hochschulprofessor a. D., in **Aschaffenburg** (Bayern), Grünewaldstr. 15.

Dittrich, Dr. **Gustav,** Prof., Studienrat in **Breslau 2,** Gottschallstr. 7.

Docters van Leeuwen, Dr. **W. M.,** Direktor des Botanischen Gartens in **Buitenzorg** (Java), s'Lands Plantentuin.

Dohrn, Dr. **Reinhard,** Direktor der Zoologischen Station in **Neapel,** Stazione Zoologica.

Domontowitsch, M. K., Wissenschaftlicher Mitarbeiter der Station für Pflanzenernährung und Düngung an der Landwirtschaftl. Akademie Petrowskoje-Rasumowskoje bei **Moskau.**

Donat, Dr. **Arthur,** in **Porto deseado,** Tehuelches, Costa Sud, Territ. Sta. Cruz, Argentinien.

Döpp, Dr. **Walter,** Assistent am Botan. Institut der Universität in **Marburg a. L.,** Wettergasse 23.

Doerfel, Dr. **Franz,** Apotheker in **Berlin W 50,** Tauentzienstr. 2, Wittenberg-Apotheke.

Dörries, Dr. **Wilhelm,** Studienrat in **Berlin-Zehlendorf,** Gertraudstr. 10.

Dostál, Dr. **Rudolf,** Professor der Botanik a. d. tschech. Tierärztl. Hochschule u. Dozent a. d. tschech. Masaryk-Universität in **Brünn,** Pražská 69.

Drechsler, Charles, Associate Pathologist, Bureau of Plant Industry, U. S. Department of Agriculture in **Washington,** D. C. (U. S. A.), Kilbourne Place N. W. 1729.

Dröge, Ernst, Lehrer in **Berlin S 59,** Jahnstr. 12.

Drude, Dr. **Oscar,** Geh. Rat, Professor emer. der Botanik a. d. Techn. Hochschule, in **Dresden-Bühlau,** Thornerstr. 6.

Dultz, Alfred, Buchhändler in **München,** Neuhauser Str. 16.

Dunzinger, Dr. **Gustav,** Professor, Konservator am Botan. Institut d. Techn. Hochschule in **München,** Neureuther Str. 25, IV.

Eberle, Dr. **Georg,** Studienreferendar in **Offenbach a. M.,** Eisenbahnstraße 30.

Elßmann, Dr. **Emil,** Studienrat, Leiter der wissenschaftlichen Abteilung der höheren Staatslehranstalt f. Gartenbau Weihenstephan, in **Freising** b. München, Ruppstr. 23, II.

Emoto, Dr. **Yoshikadzu,** Mitglied des Tokugawa Biol. Institutes in **Tokyo,** Japan, 7. Hanazonocho, Ueno-Shitaya.

Engler, Dr. **A.,** Geheimer Oberregierungsrat, emer. o. Professor der Botanik, Mitglied der Akademie der Wissenschaften, in **Berlin-Dahlem,** Altensteinstr. 2.

Erman, Carl, Amanuensis am Botan. Institut in **Lund** (Schweden), Svanegatan 5.

Ernst, Dr. **Alfred,** o. Professor der Botanik und Direktor des Instituts für allgemeine Botanik an der Universität in **Zürich I,** Künstlergasse 16.

Esdorn, Dr. **Jlse,** wissenschaftliche Hilfsarbeiterin am Institut f. angew. Botanik, in **Hamburg 36,** Bei den Kirchhöfen 14.

Esenbeck, Dr. **Ernst,** Konservator am Botanischen Institut in **München 38,** Pilarstr. 3, II, links.

Esmarch, Dr. **Ferdinand,** tätig in der Abteilung Pflanzenschutz der Staatl. Landwirtschaftlichen Versuchsanstalt, in **Dresden-A. 16,** Stübelallee 2.

Espe, Dr. **William,** Studienrat in **Osterode a. Harz,** Obere Neustadt 6.

Esser, Dr. **Peter,** Professor der Botanik an der Universität Köln, Direktor des botan. Gartens und Institutes a. D., in **Köln a. Rh.,** Vorgebirgstr. 37.

Ewert, Dr. **R.,** Professor in **Landsberg a. W.,** Roßwieserstr. 51.

Eyster, William H., Professor der Botanik am Botanical Laboratory, Bucknell University in **Lewisburg** (Pennsylvanien), U. S. A., South Seventh Street 206.

Faber, Dr. **F. C. von,** Vorsteher der Botanischen Laboratorien, s'Lands Plantentuin in **Buitenzorg** (Java).

Fahrendorff, Ernst, Rektor in **Berlin N 31,** Graunstr. 11.

Falck, Dr. **Richard,** o. Professor d. techn. Mykologie an der forstlichen Hochschule in **Hann.-Münden,** Veckerhagener Str. 75.

Farenholtz, Dr. **Hermann,** Abteilungsvorsteher am Städt. Museum für Natur-, Völker- und Handelskunde in **Bremen,** Elsässer Str. 89.

Fassbender, Dr. **Paul,** Diplomlandwirt, in **Stuttgart,** Silberburgstr. 178.

Faull, Joseph Horace, Professor der Botanik an der Universität in **Toronto** (Canada), 11 Queens Park, Dept. of Botany.

Fedde, Dr. **Friedrich,** Professor, Herausgeber von Just's Botan. Jahresbericht und des Repertorium specierum novarum regni vegetabilis, in **Berlin-Dahlem,** Fabeckstr. 49.

Fedtschenko, Boris, Professor für Pflanzengeographie a. d. Universität in **Petersburg (Leningrad),** Botanischer Garten.

Fehér, Dr. **Dániel,** Diplomingenieur, o. ö. Professor, Vorstand des Botan. Institutes und Gartens der K. Ungarischen Hochschule für Berg- und Forstingenieure in **Sopron** (Ödenburg), Ungarn.

Fiebrig, Dr. **Karl,** Direktor des Botanischen Gartens in **Asuncion,** Paraguay.

Figdor, Dr. **Wilhelm,** a. o. Univ.-Professor, Vorstand der pflanzenphysiolog. Abteilung der Biolog. Versuchsanstalt der Akademie d. Wissensch. in **Wien IV,** Wohllebengasse 9.

Filla, Dr. **Franz,** Ordenspriester in **Breslau X,** Rosenthaler Str. 31/32.

Filzer, Dr. **Paul,** Assistent am Botanischen Institut in **Würzburg,** Sieboldstr. 8.

√ **Finn,** Dr. **Wladimir W.,** Professor der Botanik an der Universität und am Institut der Landwirtschaft, Leiter der Embryolog. Abteilung in dem Botanischen Forschungsinstitut, in **Kiew** (Ukraine), Karawajewskaja Nr. 17—3.

Firbas, Dr. **Franz,** Assistent am Botanischen Institut der Universität in **Frankfurt a. M.,** Viktoria-Allee 9.

Fischer, Dr. **Eduard,** Professor der Botanik an d. Universität, Direktor des Botan. Gartens in **Bern** (Schweiz), Kirchenfeldstraße 14.

Fischer, Dr. **Gustav,** Verlagsbuchhändler in **Jena,** Sellierstr. 8.

Fischer, Dr. **Hermann,** Privatdozent an der Technischen Hochschule in **München,** Herzogstr. 58, III.

Fischer, Dr. **Hugo,** in **Berlin-Steglitz,** Martinstr. 2, III.

√ **Fitting,** Dr. **Johannes,** o. Professor an d. Universität und Direktor der Botan. Anstalten der Universität in **Bonn a. Rh.,** Poppelsdorfer Schloß.

Flerov, B. K., Assistent am Botan. Institut der Universität in **Moskau,** Gr. Nikitskaja 6.

Flieg, Dr. **Oskar,** Biologe d. I. G. Farbenindustrie A.-G. in **Ludwigshafen a. Rh.,** Mendelssohnstr. 8.

Fomin, Dr. **Alexander**, Professor an der Universität, Direktor des Botanischen Gartens und Mitglied d. Ukrainischen Akademie d. Wissenschaften in **Kiew** (Ukraine), Kominternstr. 1.

Förster, Dr. **Karl**, Studienassessor in **Plauen i. V.**, Beethovenstr. 36, II.

Forti, Dr. **Achille**, Privatdozent für Botanik in Padua, in **Verona** (Italien), Via St. Eufemia 1a.

Franck, Frl. Dr. **Annfried**, Studienrätin in **Lüdenscheid i. W.**, Landwehrstr. 30.

Frase, **Richard**, Mittelschullehrer in **Schneidemühl**, Grenzmark Posen-Westpr., Königstr. 15.

Fraude, Dr. **Hermann**, Studienrat in **Greifswald**, Lange Str. 67.

Freiberg, **Wilhelm**, Reichsbahn-Oberinspektor in **Trier a. d. Mosel**, Louis-Lintz-Straße 11.

Freund, Dr. **Hans**, Studienrat in **Halle a. S.**, Blumenstr. 19, pt.

Frey-Wyssling, Dr. **Albert**, Botaniker an der Alg. Proefstation A. V. R. O. S. in **Medan** (Sumatra), Kampong baroe.

Frey, **Lucie**, in **Riga**, Lettland, Bruninieku iela 53 dz. 6.

Fricke, Dr. **Georg**, Anschrift z. Zt. unbekannt.

Friedrichs, Dr. **Gustav**, Wissenschaftlicher Assistent an d. Anstalt für Pflanzenschutz in **Münster i. W.**, Dechaneistr. 10.

Fries, Dr. **Rob. E.**, Professor und Direktor des Bergianischen Gartens in **Stockholm 50.**

Friesen, Dr. **Georg**, Assistent am Botanischen Institut in **Braunschweig**, Göttingstr. 21.

Fritsch, Dr. **F. E.**, Professor der Botanik, University of London, East London College; Privatadresse: **Danesmount**, Tower Hill, Dorking, Surrey (England).

Fritsch, Dr. **Karl**, Universitätsprofessor in **Graz**, Holteigasse 6.

Fuhrmann, Dr. **Franz**, o. ö. Professor an d. Technischen Hochschule (Botan. Institut) in **Graz**, Rechbauerstr. 12, II.

Fujii, Dr. **Kenjiro**, em. Professor der Botanik an der Kaiserl. Universität in **Tokio**, Stadtbezirk Koishikawa, Botan. Institut der Wissenschaftl. Fakultät, im Botan. Garten der Universität.

Funk, Dr. **Georg**, Professor der Botanik am Forstinstitut der Universität in **Gießen**, Bleichstr. 4.

Gail, **Harry**, wissensch. Assistent an der Bot. Station an der Amur-Bay, in **Wladiwostok** (Rußland), Botanical Station of the Geogr. Society, Street of the 1st May.

Gaisberg, Frl. Dr. **Elisabeth von**, in **Cannstatt**, Badstr. 35.

Gams, Dr. **Helmut**, Privatdozent an der Universität Innsbruck, in **Wasserburg** am Bodensee, Biolog. Station, Mooslachen Nr. 17½; im Semester Botanisches Institut der Universität Innsbruck.

Gassner, Dr. **Gustav**, o. Professor der Botanik und Direktor des Botanischen Instituts und Gartens der Technischen Hochschule Braunschweig und der Botanischen Forschungsanstalt in Glinsmarode, in **Braunschweig**, Botanisches Institut, Humboldtstr. 1.

Gauba, Dr. **Erwin**, in **Wien II**, Nordwestbahnstr. 15.

Gäumann, Dr. **Ernst Albert**, Professor an d. Eidgen. Technischen Hochschule in **Zürich 6**, Universitätsstr. 2.

Gehring, Dr. **Alfred**, Privatdozent für landwirtschaftliche Chemie, Vorstand der landwirtschaftl. Versuchsstation in **Braunschweig**, Hochstr. 17/18.

Geitler, Dr. **Lothar**, Universitätsassistent in **Wien III**, Botanisches Institut, Rennweg 14.

Gemeinhardt, Dr. **Konrad**, Polizei-Pharmazierat in **Berlin NW 21**, Bochumer Str. 18.

Georgescu, Dr. **Const. C.**, Assistent am Botan. Laboratorium der Techn. Hochschule in **Bukarest** (Rumänien), Scoala Politehnica.

Gertz, Dr. **Otto**, Dozent an der Universität, Gymnasialprofessor in **Lund** (Schweden), Botanisches Institut.

Geßner, Dr. **Albert**, Assistent am Weinbauinstitut in **Freiburg i. B.**, Goethestr. 9.

Gießler, Dr. **Rudolf**, Kustos am Bot. Institut in **Leipzig**, Sidonienstr. 19.

Gilg, Dr. **Ernst**, b. a. o. Professor der Botanik an der Universität, Kustos und Professor am Botanischen Museum in **Berlin-Dahlem**, Königin-Luise-Str. 6—8.

Gistl, Dr. **Rudolf**, Privatdozent in **München**, Gabelsberger Str. 51, III.

Gladbach, **Wilhelm**, Apotheker in **Köln a. Rh.**, Habsburgerring 26.

Gleisberg, Dr. **Walther**, Professor, Leiter des Instituts für gärtnerische Botanik und Pflanzenzüchtung der höheren Staatslehranstalt für Gartenbau in **Pillnitz a. E.**

Gleispach, Fräulein Dr. **Marie**, in **Wien XIII**, Auhofstr. 22.

Glück, Dr. **Hugo**, a. o. Professor der Botanik in **Heidelberg**, Lutherstr. 63.

Goebel, Dr. **K. Ritter von**, Geh. Rat, o. Professor der Botanik und Direktor des Botanischen Gartens und des Pflanzenphysiologischen Instituts in **München 38**, Menzinger Str. 15.

Goldschmied-Herrmann, Dr. **Alice**, in **Wien VII**, Lindengasse 15.

Gothan, Dr. **W.**, Landesgeologe, Dozent u. a. o. Professor an der Techn. Hochschule, Honorarprofessor a. d. Universität Berlin, in **Berlin W 57**, Bülowstr. 56.

Goethart, Dr. **J. W. C.**, Direktor des 's Rijks Herbarium in **Leiden** (Holland), Witte Singel 69.

Götze, Frl. Dr. **Helene**, in **Leipzig O 28**, Annenstr. 8.

Graebner, Dr. **Paul**, Kustos und Professor am Botanischen Garten zu Berlin-Dahlem, beauftragter Dozent an der Universität, in **Berlin-Lichterfelde**, Viktoriastr. 8.

Graebner, Dr. **Paul**, Wissenschaftl. Hilfsarbeiter am Westfäl. Provinzialmuseum f. Naturkunde in **Münster i. W.**, Hollenbeckerstr. 27, Anschrift: Prov.-Museum (Zoologischer Garten).

Gradmann, Dr. **Hans**, Privatdozent, in **Erlangen**, Bismarckstr. 17.

Graf, Dr. **Jacob**, in **Rüsselsheim a. Main**, Haßlocher Str. 48.

Grafe, Dr. **Viktor**, Professor an der Universität in **Wien VIII/2**, Hamerlingplatz 9.

Gran, Dr. **Haaken Hasberg**, Professor an der Universität Oslo, Direktor des Botanischen Laboratoriums, in **Slemdal** bei **Oslo** (Norwegen).

Grinţescu, Dr. **Jon**, Professor, Direktor d. Instit. f. allgem. Botanik in **Cluj** (Klausenburg), Rumänien.

Gropengießer, Dr. **Kurt**, Direktor der Chem. Fabrik Promonta G. m. b. H. in **Hamburg 26**, Hammerlandstr. 166—172.

Grosser, Dr. **Wilhelm**, Direktor der Agrikulturbotanischen Versuchsstation in **Breslau X**, Matthiasplatz 1.

Großheim, Dr. **Alexander A.**, Botaniker des Botan. Gartens u. Dozent am Polytechnischen Institut in **Tiflis** (Transkaukasien).

Grüß, Dr. **Johannes**, Professor, Studienrat i. R. in **Friedrichshagen** bei Berlin, Bruno-Wille-Str. 56.

Günther, Dr. **Franz**, in **Berlin SW 68**, Alexandrinenstr. 24, III.

Guttenberg, Dr. **Hermann Ritter von**, o. Professor, Direktor des Botanischen Instituts und Gartens in **Rostock**, John-Brinckman-Straße 7.

Györffy, Dr. **István**, ö. ö. Professor für allg. Botanik an der ung. kgl. Franz-Josef-Univ. in **Szeged** (Ungarn), Iskola u. 29, I.

Haase-Bessell, Frau **Gertraud**, in **Dresden-N.**, Hospitalstr. 3, II.

Haberlandt, Dr. **Gottlieb**, em. o. Professor der Botanik an der Universität Berlin, Geh. Reg.-Rat, in **Berlin-Wilmersdorf**, Berliner Straße 66.

Hagem, Dr. **Oscar**, Professor, Direktor des Botan. Laboratoriums in **Bergen** (Norwegen), Bergens Museum.

Hahne, August Hermann, Stadtrat in **Stettin 10**, Dunkerstr. 19.

Håkansson, Artur, Privatdozent an der Universität in **Lund** (Schweden), Kiliansgatan 14.

Haken, Frl. Dr. **Toni,** in **Münster i. W.,** Institut f. Pflanzenschutz und Samenuntersuchung, Südstr. 76.

Hämmerle, Dr. **Juan,** Studienrat an der Höheren Staatsschule (Gymn. u. Oberrealsch.) in Cuxhaven, in **Süderwisch** bei **Cuxhaven,** Altenwalder Chaussee 43.

Hamorak, Dr. **Nestor,** Professor d. Botanik u. Phytopathologie am Landwirtschaftl. Institut in **Kamenetz-Podolsk** (Ukraine), Mychajtytschenkostr. 5.

Handel-Mazzetti, Dr. **Heinrich,** Kustos an d. Botan. Abteilung des Naturhistorischen Museums, in **Wien VIII,** Zeltgasse 1.

Hannig, Dr. **Emil,** o. Professor an der Universität in **Münster i. W.,** Melchersstr. 2.

Harder, Frau Dr. **Hilda,** in **Stuttgart,** Seestr. 70.

Harder, Dr. **Richard,** Professor d. Botanik, Vorstand des botanischen Instituts und Gartens der Technischen Hochschule in **Stuttgart,** Seestr. 70.

Harms, Dr. **Hermann,** Professor, wissenschaftl. Beamter an der Preußischen Akademie der Wissenschaften, in **Berlin-Friedenau,** Ringstr. 44.

Harster, Dr. **Richard,** Reallehrer in **München,** Rupprechts-Kreisrealschule.

Hartmann, Eduard, Professor in **Wien III,** Sechskrügelgasse 14.

Hartmann, Dr. **Max,** Professor an der Universität, Mitglied des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie in **Berlin-Dahlem,** Boltzmannstr.

Hartsema, Dr. **Annie M.,** Assistentin am Laboratorium voor Plantenphysiologisch Onderzoch, Landwirtschaftl. Hochschule, in **Wageningen** (Holland), Berglaan 10.

Hasper, Dr. **Elisabeth,** Botanikerin an der Hessischen Landwirtschaftlichen Versuchsstation in **Darmstadt,** Martinstr. 15.

Hassebrauk, Dr. **Kurt,** Assistent am Botan. Institut d. Techn. Hochschule in **Braunschweig,** Göttingstr. 9.

Haupt, Dr. **Hugo,** Professor, Nahrungsmittelchemiker in **Bautzen i. Sa.,** Mättigstr. 35.

Havelik, Dr. **Karl,** Regierungsrat in **Brünn,** Treppengasse 3.

Hayata, Bunzo, D. S., Professor der systematischen Botanik an der Kaiserl. Universität, Direktor des Bot. Gartens, Koishikawa, Tokyo, in **Tokyofuka,** Nishisugamomachi 2570.

Hecke, Dr. **Ludwig,** o. ö. Professor an der Hochschule für Bodenkultur in **Wien XVIII,** Hochschulstr. 17.

Hedlund, Dr. **Johan Theodor,** Professor em. in **Uppsala** (Schweden), Bävernsgränd 24.

Hegi, Dr. **Gustav**, Professor, in **Goldbach-Küsnacht** (Schweiz), Seestr. 25.

Heil, Dr. **Hans**, Privatdozent in **Darmstadt**, Roquetteweg 3.

Heilbronn, Dr. **Alfred**, Professor in **Münster i. W.**, Steinfurterstr. 39, II.

Heimlich, Louis Frederick, B. S., M. S., Ph. D., Professor der Botanik, Head of the Department of Botany an der Universität in **Valparaiso**, Indiana, U. S. A., University.

Heinemann, Dr. **Käthe**, Frau Oberstudienrätin am Provinzialschulkollegium in **Breslau**, Hedwigstr. 44—46.

Heinricher, Dr. **Emil**, Hofrat, o. ö. Prof. d. Botanik i. R., in **Innsbruck**, Speckbacherstr. 18; Adr. für den Schriftentausch: Innsbruck-Hötting, Botan. Institut.

Heitz, Dr. **Emil**, Privatdozent an der Universität in **Hamburg**, Institut für allgemeine Botanik, Jungiusstr. 6.

Helming, Theodor, Studienassessor in **Osnabrück**, Brinkstr. 17.

Helwig, Dr. **Burghard**, Botaniker und Apotheker in **Berlin-Zehlendorf-Mitte**, Riemeisterstr. 63.

Hemleben, Dr. **Johannes**, in **Kassel**, Friedrich-Ebert-Str. 5, I.

Hennig, Luise, Studienlehrerin in **München**, Leopoldstr. 79, III.

Heribert-Nilsson, Dr. **N.**, Dozent an der Universität Lund, in **Landskrona** (Schweden).

Herrig, Dr. **Friedrich**, Assistent am Pflanzenphysiologischen Institut, Herausgeber des Botanischen Zentralblatts, in **Berlin-Dahlem**, Königin-Luise-Str. 1.

Herrmann, Eugen, Oberregierungs- u. Forstrat, Geheimer Regierungsrat, Dozent an der Universität in **Breslau VIII**, Forckenbeckstr. 8, II.

Herzfeld, Dr. **Stephanie**, in **Wien III**, Rennweg 14.

Hesmer, Dr. **Herbert**, Forstreferendar in **Hann.-Münden**, Botan. Institut der Forstlichen Hochschule.

Hesse, Dr. ing. **Otto**, Studienrat in **Braunschweig**, Rosental 1 a, II.

Heubült, Jan, cand. rer. nat. in **Münster i. W.**, Botanisches Institut, Schloßgarten.

Hiller, Dr. **Waldemar**, Studienassessor in **Stettin**, Friedrichstr. 3.

Himmelbaur, Dr. **Wolfgang**, Privatdozent an der Universität, Vorstand des Laboratoriums für Arzneipflanzenkultur der Landw. Chem. Bundesversuchsanstalt in **Wien**, Trunnerstr. 1—3.

Hinze, Dr. **Gustav**, Museumsdirektor in **Zerbst**, Friedrichsholzallee 42.

Hirmer, Dr. **Max**, a. o. Professor der Botanik und Paläobotanik an der Universität, in **München-Nymphenburg**, Maria-Ward-Str. 14.

Hochapfel, Dr. **Heinz**, wissenschaftl. Assistent an der Hauptstelle für Pflanzenschutz, in **Breslau 10**, Matthiasplatz 5.

Höfler, Dr. **Karl**, Privatdozent an der Universität in **Wien XIII/2**, Onno Kloppgasse 6.

Hoffmann, Dr. **Curt**, Assistent am Botan. Institut der Universität in **Kiel**, Feldstr. 61, II.

Hoffmann, **Kurt**, cand. rer. nat. in **Kiel**, Kl. Kühberg 36, I.

Hohenegger, Dr. **Heinrich**, Arzt in **Aflenz** (Steiermark), Landerziehungsheim.

Höll, Dr. **K.**, in **Berlin-Lichterfelde**, Moltkestr. 43.

Hollrung, Dr. **Max**, a. o. Professor der Pflanzenpathologie an der Universität in **Halle a. S.**, Dorotheenstraße 18.

Honigmann, **Hans Leo**, Wissenschaftl. Mitarbeiter der Saccharin-Fabrik A. G. vorm. Fahlberg, List & Co., **Magdeburg-Südost**, Bismarckstr. 36.

Hopmann, Dr. **Otto**, z. Zt. in **Malang** (Java), Hotel Victoria, van Imhoffstraat 1.

Höppener, **Edgar**, Direktor a. D. in **Jena**, Pfaffenstieg 2.

Höppner, **Hans**, Realschullehrer in **Krefeld**, Westwall 60, I.

Hosbach, **Otto**, stud. rer. nat. in **Witten/Ruhr**, Drei Könige 23.

Hosseus, Dr. **Carl Curt**, Ord. Prof. der Botanik an der nat. Universität Córdoba, ord. Mitglied d. Akademie d. Wissenschaften, in **Córdoba**, Rep. Argentina, Calle 27 de Abril 911, Casilla Correo 74.

Höstermann, Dr. **Gustav**, Professor, Leiter der Pflanzenphysiologischen Versuchsstation der Lehr- und Forschungsanstalt für Gartenbau Berlin-Dahlem, in **Berlin-Steglitz**, Schloßstr. 32 A.

Huber, Dr. **Alwine**, in **Cannstatt**, Moltkestr. 14, I.

Huber, Dr. **Bruno**, Privatdozent an der Universität in **Freiburg i. B.**, Botanisches Institut.

Huber, Dr. **Josef Anton**, ord. Hochschulassistent am Institut f. Pflanzenzüchtung u. Pflanzenbau d. Hochschule Weihenstephan, in **Freising**, Obere Hauptstr. 152.

Huber-Pestalozzi, Dr. med. et phil. **Gottfried**, Arzt in **Zürich VII**, Englischviertel 61.

Hunger, Dr. **F. W. T**, in **Amsterdam** (Zuid), Holland, Van-Eeghen-Straat 52.

Hurter, Dr. **Ernst**, Lebensmittelinspektor in **Luzern** (Schweiz), Pilatusstr. 39.

Hustedt, Dr. phil. h. c. **Friedrich**, Lehrer in **Bremen 4**, Ingelheimer Str. 7.

Hüttig, Dr. **Carl**, Diplomlandwirt in **Kiel**, Gutenbergstr. 62, I.

Inouye, Choyo, Professor am Miyazaki-kotonorin-gakko (Miyazaki Landwirtsch. Hochschule), in **Miyazaki** (Japan).

Irmscher, Dr. **E.,** Professor an d. Universität, ständiger Mitarbeiter am Institut f. allgem. Botanik und Kustos des Herbariums in **Hamburg 36,** Jungiusstr. 6.

Issatschenko, Dr. **Boris,** Professor, Direktor des Botanischen Gartens in **Petersburg (Leningrad).**

Istvánffi de Csikmadefalva, Dr. **Gyula von,** Professor der Botanik an der Ungarischen Technischen Universität in **Budapest I,** Gellért tér 4.

Iterson, Dr. **G. van,** Professor, Präsident des Nederlandsch-Indisch Landbouwsyndicaat in **Batavia,** N. O. I., Kantoor van het Algemeen Landbouw Syndicaat, Chartered Bank.

Ivanow, Dr. **Sergius L.,** Professor der Pflanzenphysiologie an der II. Moskauer Universität in **Moskau 34,** Krapotkin-Str. 15, I.

Iwanoff, Dr. **Leonid Alexandrowitsch,** Professor d. Anatomie und Physiologie d. Pflanzen am Forstinstitut in **Petersburg (Leningrad).**

Iwanoff, Dr. **N. N.,** Professor am Botan. Institut der Universität in **Petersburg (Leningrad).**

Jaccard, Dr. **Paul,** Professor an d. Eidgen. technischen Hochschule in **Zürich,** Universitätstr. 2.

Jackel, Anton, Studienrat in **Schweinfurt,** Klingenbrunner Str. 8.

Jäger, Frl. Dr. **Maria,** in **Mülhausen,** Bez. Düsseldorf, Hauptstr. 57.

Jäger, Dr. **Richard,** Studienrat in **Wolfenbüttel,** Schützenstr. 4, I.

Jahn, Dr. **Eduard,** Professor der Botanik an der Forstl. Hochschule in **Hann.-Münden,** Hindenburgplatz 7.

Jakowatz, Dr. **A.,** Professor an der Landwirtschaftlichen Akademie in **Tetschen-Liebwerd** (Böhmen).

Janchen, Dr. **Erwin,** a. o. Univ.-Professor, Regierungsrat, Vizedirektor des Botanischen Gartens der Universität in **Wien III/I,** Ungargasse 71.

Jaretzky, Dr. **Robert,** Privatdozent f. Botanik u. Pharmakognosie, Assistent am Botan. Institut in **Kiel,** Brunswiker Str. 22.

Jesenko, Dr. **Frank,** o. ö. Universitätsprofessor in **Laibach (Ljubljana)** S. H. S. (Jugoslavien), Botanisches Institut.

Jimbo, Dr. **Tadao,** in **Tokio-Fu** (Japan), Tokugawa Biologisches Institut, Hiratsuka-machi, Ebara-gun.

Jost, Dr. **Ludwig,** o. Professor in **Heidelberg,** Handschuhsheimer Landstr. 4.

Jungmann, Dr. **Wilhelm,** Botaniker in **Erfurt,** Dammweg 11.

Junk, Dr. phil. h. c. **Wilhelm,** Verlagsbuchhändler in **Berlin W 15,** Sächsische Str. 68.

Jüssen, Frz. Josef, Apotheker in **Kaldenkirchen** (Rhld.), Apotheke.

Kallenbach, Franz, Lehrer in **Darmstadt,** Frankfurter Str. 57.

Kaltenbach, Paul, Studienrat in **Düsseldorf,** Rembrandtstr. 10.

Kappert, Dr. **Hans,** Saatzuchtleiter der Gebr. Dippe A.-G. in **Quedlinburg,** Neuer Weg 17.

Karrer, Sigmund, Saatzuchtleiter und Prokurist in **Erfurt,** Hohenlohestraße 8.

Karsten, Dr. **George,** o. Professor der Botanik und Direktor des Botanischen Institutes der Universität in **Halle a. S.,** Kirchtor 1.

Kaßmann, Dr. **Franziska,** in **Bonn,** Münsterplatz 18, III.

Katz, N. J., Assistent an der Universität in **Moskau 10,** 1 Mestschanskaja 28, Botanischer Garten.

Kaufmann, Frl. Dr. **Katharina,** in **Cochem** (Mosel), Endert.

Kavina, Dr. **Karel,** o. ö. Professor der Botanik an der tschechischen Techn. Hochschule in **Prag,** Vinohrady 58, Grebovka.

Kayser, Dr. **Rudolf,** Wissenschaftl. Hilfsarbeiter am Institut f. angewandte Botanik in **Hamburg 36,** Bei den Kirchhöfen 14.

Kegel, Dr. **Werner,** Oberlehrer in **Bremen,** Braunschweiger Str. 5.

Keissler, Dr. **Karl,** Direktor an der botanischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in **Wien I,** Burgring 7.

Keller, Dr. **Boris Alexandrowitsch,** Professor der Botanik an d. Landwirtsch. Hochschule u. d. Universität in **Woronesh** (Rußland).

Keller (Leisle), Emilie Philippowna, Assistentin der Abteilung f. angewandte Botanik der Landwirtschaftlichen Versuchsstation in **Woronesh** (Rußland), Landwirtschaftliche Hochschule.

Kellner, Dr. **Karl,** Studienrat in **Osnabrück,** Herderstr. 15.

Kemmer, Dr. **Erich,** Assistent an der botan. Abt. des Forstinstituts in **Gießen,** Roonstr. 36, II, bei Stauß.

Kerckhoff, Hermann, Apotheker in **Münster i. W.,** Botan. Institut.

Kern, Frank D., Professor d. Botanik, Dean of the Graduate School, The Pennsylvania State College, in **Philadelphia** (U. S. A.), West Fairmount Avenue 116.

Keydel, Dr. med. **Karl,** in **Dresden-A. 1,** Viktoriastr. 4/6.

Kiesel, Alexander, Professor an der 1. Universität in **Moskau,** Pjatnitzkaja 48.

Kießling, Dr. **Ludwig,** Geh. Rat, o. Professor a. d. Techn. Hochschule, in **München-Pasing,** Kleiststr. 8.

Kirchhoff, Heinrich, Apotheker und Nahrungsmittelchemiker in **Braunschweig,** Campestr. 16.

Kirschstein, Wilhelm, Mittelschulrektor i. R. in **Berlin-Pankow,** Neue Schönholzer Str. 13, II.

Kisser, Dr. **Josef,** Privat-Dozent und Assistent am Pflanzenphysiol. Institut der Universität in **Wien XIII/5,** Baumgartenstr. 93.

Kjellberg, Dr. **G.,** Studienrat in **Buitenzorg** (Java), Botan. Garten.

Klebahn, Dr. **Henrich,** Dr. agr. h. c., Honorar-Professor a. d. Universität in **Hamburg,** Curschmannstr. 27.

Klein, Dr. **Edmund Joseph,** Professor in **Luxemburg,** Äußerer Ring 20, Villa Flora.

Klein, Dr. **Gustav,** o. Professor an der Universität und Direktor des Pflanzenphysiol. Instituts in **Wien XIX/3,** Kahlenbergerdorf, Wiegandgasse 27.

Kleinhoonte, Frl. Dr. **A.,** Conservatrice am Laboratorium für Technische Botanik in **Delft,** Poortlandlaan 35.

Klemm, Frl. **Elisabeth,** Volontärassistentin am Botan. Institut der Universität **Gießen.**

Klencke, Dr. **Heinrich,** Studienrat a. d. Goetheschule in **Essen** (Ruhr), Bismarckstr. 21, II.

Klika, Dr. **Jaromír,** Dozent an der tschechischen Techn. Hochschule in **Prag** (Praha Košíře), Václavka 333.

Kneucker, Joh. Andreas, Kustos der Badischen Landessammlung für Naturkunde in **Karlsruhe,** Werderplatz 48.

Kniep, Dr. **Hans,** o. Professor der Botanik, Direktor des Pflanzenphysiologischen Instituts der Universität Berlin, in **Berlin-Dahlem,** Haderslebener Str. 9.

Knischewsky, Frl. Dr. **Olga,** in **Wiesbaden,** Rheinstr. 34.

Knoke, Dr. **Franziska,** Studienassessorin in **Bochum** i. Westf., Kurfürstenstr. 8.

Knoll, Dr. **Fritz,** o. ö. Prof. d. Botanik, Vorstand des Botan. Instituts und Direktor des Botan. Gartens der deutschen Universität in **Prag II,** Viničná 3a.

Kohfeldt, Professor, Univers.-Oberbibliothekar in **Rostock i. M.**

Köhler, Dr. **Erich,** Wissenschaftl. Hilfsarbeiter an der Biologischen Reichsanstalt f. Land- u. Forstwirtschaft, in **Berlin-Steglitz,** Vionvillestr. 12.

Kôketsu, Dr. **Riichiro,** Professor der Pflanzenphysiologie an der Kaiserl. Kyushu-Universität in **Fukuoka** (Japan), Botanisches Institut.

Kolbe, Dr. **Robert W.,** Freiw. Wissenschaftl. Mitarbeiter an d. Preuß. Landesanstalt f. Wasser-, Boden- und Lufthygiene in Berlin-Dahlem, in **Berlin W 30,** Landshuter Str. 4.

Kolkwitz, Dr. **Richard**, Dr. med. h. c., a. o. Professor, Abteilungsdirektor an der Preuß. Landesanstalt für Wasser-, Boden- und Lufthygiene, Berlin-Dahlem, in **Berlin-Steglitz**, Rothenburgstr. 30.

Kolumbe, Dr. **Erich**, in **Kiel-Hassee**, Wulfsbrook 40.

Komarnitzky, **N. A.**, Assistent an der Universität in **Moskau 55**, Tichwinsky pereulok, Haus 9, Wohnung 13.

Koenen, **Otto**, Stadtrechtsrat a. D., Rechtsanwalt in **Münster i. W.**, Stolbergstr. 11.

Koningsberger, Dr. **V. J.**, Direktor der Zuckerversuchsstation in **Pasoeroean** (Java, Niederl.-Indien).

Konowalow, **Theophan**, Assistent am Kabinett f. Pflanzenzüchtung des Gorskij Landwirtschaftl. Instituts in **Wladikawkas** (Rußland, Nordkaukasien).

Konstanty, Dr. **Ewald C.**, Apotheker in **Davos-Dorf** (Schweiz), Haus Fopp-Issler.

Koppe, Dr. **Fritz**, Lehrer in **Kiel-Wgdf.**, Wehdenweg 64.

Kordes, Dr. **Herbert**, wissenschaftl. Assistent in **Neustadt a. d. Haardt**, Winzingerstr. 93.

Koriba, **Kwan**, Professor der Botanik an der Kaiserl. Universität in **Kioto** (Japan), Botan. Institut.

Koernicke, Dr. **Max**, o. Professor der Botanik an der Landwirtschaftl. Hochschule, Hon.-Professor an der Universität in **Bonn**, Zülpicher Str. 13.

Korschikoff, Dr. **Alexander Arkadjewitsch**, Professor der Botanik am Institut d. Volksbildung (ehemals Universität) in **Charkow**, Klotschkowskaja 50.

Korte, **Rudolf**, Gartendirektor der Stadt **Essen** (Ruhr), Am Stadtgarten 5.

·**Kostytschew**, Dr. **S.**, Mitglied d. russ. Akad. d. Wissenschaften, Professor an d. Universität in **Petersburg (Leningrad)**, Universität, Pflanzenphysiologisches Laboratorium.

Kotte, Dr. **Walter**, Regierungsbotaniker in **Freiburg i. B.**, Fichtestr. 26.

Kozo-Poljanski, **Boris Michailowitsch**, o. Professor d. Botanik an der Universität und am Veterinär. Institut und Direktor des Botan. Instituts d. Universität, in **Woronesch** (Rußland), Botanisches Institut.

Krascheninnikow, **Theodor**, Professor an der Universität in **Moskau**, Botanisches Laboratorium.

Krasnosselsky-Maximow, **Tatiana A.**, Professor der Botanik in **Petersburg (Leningrad)**, Zeljabovastr. 1, w. 7.

Kraupa, **Marianne**, cand. phil., Anschrift z. Zt. unbekannt.

Krause, Dr. **Kurt**, Kustos und Professor am Botanischen Museum der Universität, in **Berlin-Dahlem**, Lentzeallee 24.

Kräusel, Dr. **Richard**, Universitätsprofessor in **Frankfurt a. M.**, Danneckerstr. 5, I.

Kreuter, Erich, cand. rer. nat. in **Kiel**, Eichendorffstr. 25.

Krieger, Dr. **Willi**, Freiw. Wissenschaftl. Mitarbeiter an d. Preuß. Landesanstalt f. Wasser-, Boden- und Lufthygiene in Berlin-Dahlem, in **Berlin N 113**, Bornholmer Str. 79.

Kroemer, Dr. **Karl**, Professor, Vorsteher der pflanzenphysiologischen Versuchsstation der Lehr- und Forschungsanstalt für Wein-, Obst- und Gartenbau in **Geisenheim a. Rh.**

Krull, Rudolf, Apotheker u. gerichtl. beeid. Sachverständiger für Hausschwamm, Trockenfäule etc., in **Breslau**, Rosenthaler Straße 45.

Krumbholz, Dr. **Gottfried**, Assistent an der Pflanzenphysiol. Versuchsstation in **Geisenheim a. Rh.**

Kubart, Dr. **Bruno**, a. o. Professor an d. Universität, Vorstand des phytopaläontologischen Laboratoriums in **Graz** (Österreich), Holteigasse 6.

Kuckländer, Erich Theodor, cand. phil. in **Berlin-Schöneberg**, Post **Friedenau**, Ceciliengärten 41, III.

Kudo, Dr. **Yushun**, Professor an der Universität und Direktor des Botanischen Gartens in **Taihoku** (Japan), Botanisches Institut.

Kugler, Dr. **Hans**, Studienassessor, Assistent am Botan. Institut der Universität **Gießen**, Senckenbergstr. 6.

Kuhn, Dr. **Eckhard**, Assistent am Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in **Berlin-Dahlem**, Boltzmannstr. 2.

Kulke, Joachim, Studienrat in **Goldberg i. Schles.**, Warmuthsweg 9, I.

Kunert, Anneliese, in **Hamburg**, Wichernsweg 3.

Kuntzen, Dr. **Heinrich**, Kustos am Zoolog. Museum, in **Berlin-Siemensstadt**, Nonnendammallee 85.

Kupper, Dr. **Walter**, Hauptkonservator am Botan. Garten, in **München-Nymphenburg**, Menzingerstr. 17.

Kursanow, Dr. **L.**, Professor am Botan. Inst. d. Univers. in **Moskau**, Gr. Nikitskaja 6.

Kurschat, Dr. **Margarete**, Studienrätin in **Stallupönen** (Ostpr.), Heinrich-Maria-Jung-Str. 23.

Küster, Dr. **Ernst**, Professor der Botanik und Direktor der Botanischen Anstalten der Universität Gießen, Herausgeber der „Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie", in **Gießen**, Brandplatz 4.

Kylin, Dr. **Harald**, Professor an der Universität in **Lund** (Schweden), Botanisches Institut.

La Garde, Dr. **Roland V. L.**, Wissenschaftlicher Assistent am Missouri Botanical Garden in **St. Louis**, Mo., U. S. A., 2315 Tower Grove Avenue.

Laibach, Dr. **F.**, a. o. Professor in **Frankfurt a. M.-Süd 10**, Vogelweidstr. 14.

Lakon, Dr. **Georg**, Professor in **Hohenheim** bei Stuttgart.

Lakowitz, Dr. **Konrad**, Oberstudienrat i. R., Professor in **Danzig**, Brabank 3.

Lamprecht, Dr. **Wilhelm**, Studienrat in **Berlin-Lichterfelde**, Tulpenstr. 4, III.

Lange, Dr. **Siegfried**, Privatdozent, Assistent am Botan. Institut d. Universität in **Greifswald i. P.**, Wolgaster Str. 9/10, II.

Langendorff, Johannes, cand. rer. nat. in **Jena**, Botanisches Institut.

Langer, Dr. **Helene**, Ingenieursgattin in **Jena**, Weinbergstr. 49.

Lauterbach, Dr. **Carl**, Professor in **Breslau-Stabelwitz.**

Lebedincev, Frl. Dr. **Elisabeth**, in **Petersburg (Leningrad)**, Institut f. angew. Botanik, Herzenstr. 44.

Lehmann, Dr. **Ernst**, o. Professor der Botanik in **Tübingen** (Württemberg), Wilhelmstr. 5.

Leick, Dr. **Erich**, o. Professor für Botanik und Pharmakognosie an der Universität in **Greifswald**, Steinstr. 58/59.

Leick, Dr. **Marie**, geb. **Schultz**, in **Greifswald**, Arndtstr. 31.

Leininger, Dr. **Hermann**, Professor, Konservator an den Badischen Landessammlungen für Naturkunde in **Karlsruhe**, Kaiserallee 115.

Leisering, Dr. **Bruno**, Professor, Studienrat in **Berlin NO 43**, Am Friedrichshain 15.

Lenz, Dr. **Wilhelm**, in **Darmstadt**, Alfred-Messel-Weg 63.

Lepeschkin, Dr. **W. Wlad.**, Professor in **Tucson**, Arizona (U. S. A.), Biochemical Laboratory, Research Institute of the Desert Sanatorium.

Levine, Michael, Biologe und Cytologe, Montefiore Hospital in **New York City**, U. S. A., Gouverneur Ave. 3957.

Lewitsky, Gregor, Professor, Leiter der Zytolog. Abteilung in dem Institut für Angewandte Botanik in **Petersburg (Leningrad)**, Herzenstr. 44.

Liese, Dr. **Johannes**, Privatdozent, Assistent am Botan. Institut der Forstl. Hochschule in **Eberswalde**, Kaiser-Friedrich-Str. 25.

Lieske, Dr. **Rudolf**, Professor d. Botanik, Leiter d. Bakteriolog. Abteilung am Kaiser-Wilhelm-Institut für Kohlenforschung in **Mülheim a. d. Ruhr.**

Lilienstern, Marie, Assistentin am Staatsinstitut für wissenschaftliche Pädagogik in **Petersburg (Leningrad)**, Uliza Krasnych Zor 54.

Lim, C. T., L. 22 Lak Kee Tah. Kulangsu, in **Amoy,** China.

Limpricht, Dr. **Wolfgang,** Studienrat und Privatdozent a. d. Universität in **Breslau 10,** Waisenhausstr. 12, pt.

Lindenbein, Dr. **Werner,** Assistent am Institut f. Botanik der Landwirtschaftl. Hochschule in **Bonn-Poppelsdorf,** Meckenheimer Allee 106, II.

Lindner, Dr. **Paul,** Professor am Institut für Gärungsgewerbe zu Berlin N 65, in **Charlottenburg 4,** Sybelstr. 9, II.

Lingelsheim, Dr. **Alexander von,** Privatdozent f. Pharmakognosie an der Universität, Dozent f. Botanik an der Techn. Hochschule, Assistent am Botanischen Garten und Museum der Universität in **Breslau XVI,** Piastenstr. 11.

Linsbauer, Dr. **Karl,** Univers.-Prof. in **Graz,** Österreich, Liebiggasse 7.

Linsbauer, Dr. **Ludwig,** Professor, Direktor i. R. der Höheren Bundes-Lehr- und Bundesversuchsstation für Wein-, Obst- und Gartenbau in **Klosterneuburg** b. Wien, Martinstr. 32.

Lippmaa, Dr. **Theodor,** Privatdozent für Botanik an der Universität in **Tartu** (Dorpat), Estland, Lossi tänav 15, W. 8.

Lohwag, Dr. **Heinrich,** Gymnasialprofessor in **Wien III,** Rennweg 2.

Lorbeer, Dr. **Gerhard,** Assistent am Botan. Institut der Universität in **Freiburg i. Br.**

Lorch, Dr. **Wilhelm,** Professor, Studienrat am Helmholtzrealgymnasium in **Berlin-Schöneberg,** Fregestr. 7, III.

Losch, Dr. **Hermann,** Botaniker an der Landw. Versuchsstation in **Limburgerhof,** Post Mutterstadt II, Rheinpfalz.

Loesener, Dr. **Theodor,** Professor in **Berlin-Steglitz,** Humboldtstr. 29.

Ludewig, Georg, Garteninspektor in **Münster i. W.,** Botanischer Garten.

Ludewig, Dr. **Karl,** wissenschaftl. Hilfsarbeiter bei der Biolog. Reichsanst., Zweigstelle Kiel, in **Kiel-Kitzeberg** 27, Post Heikendorf, Kieler Föhrde.

Ludwig, Dr. **Alfred,** Studienrat in **Siegen i. W.,** Frankfurter Str. 15.

Ludwig, Dr. **Oskar,** Assistent am Institut für landwirtschaftliche Bakteriologie in **Göttingen,** Planckstr. 1.

Ludwigs, Dr. **Karl,** Professor, Direktor der Hauptstelle für Pflanzenschutz der Landwirtschaftskammer für die Provinz Brandenburg und für Berlin, in **Berlin NW 40,** Kronprinzen-Ufer 4—6.

Lundegårdh, Dr. **Henrik,** Professor, Direktor der Ökologischen Station der Hallands Väderö, Vorstand d. Botan. Abteilung d. Centralanstalten f. Jordbruksförsök in **Stockholm,** Experimentalfältet.

Lutman, Benjamin F., Professor der Pflanzenpathologie an der Universität in **Burlington,** Vermont (U. S. A.), North Prospect 111.

Luetzelburg, Dr. **Philipp von**, Botanico da Inspectoria Federal de Obras contra as Seccas in **Rio de Janeiro.**

Lvoff, Dr. **Sergius**, Prof. am Medizin. Staatsinstitut in **Petersburg (Leningrad)**, Universität.

Mäckel, Dr. **Hans Georg**, Assistent am botanischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule, in **Berlin-Waidmannslust**, Gutachstr. 25.

Magdeburg, Dr. **Paul**, in **Leipzig N. 22**, Eisenacher Str. 40.

Magnus, Dr. **Werner**, Professor an der Universität in **Berlin W 35**, Karlsbad 4 a.

Mágocsy-Dietz, Dr. **Sándor**, Professor der Botanik an der Budapester Universität in **Budapest I**, Ungarn, Márvány u. 33.

Maire, Dr. **R.**, Professor an der „Faculté des Sciences de l'Université", Botan. Laboratorium, in **Algier.**

Malakates, Dr. **Spiros**, Assistent an der Universität in **Athen.**

Mansfeld, Dr. **Rudolf**, Assistent am Botan. Museum zu Dahlem, in **Berlin-Lichtenberg**, Möllendorfstr. 117.

Markgraf, Dr. **Friedrich**, Privatdozent an der Universität Berlin, Assistent am Botan. Museum Dahlem, in **Berlin-Friedenau**, Albestr. 23.

Masubuchi, **Tisuke**, Professor an d. Koto Norin Gakko (Land- und Forstwirtschaftl. Hochschule) in **Tsu Mieken** (Japan).

Mattfeld, Dr. **Johannes**, Kustos am Botan. Garten in **Berlin-Dahlem**, Königin-Luise-Str. 6/8, Botanisches Museum.

Mattick, Dr. **Fritz**, Studienassessor, Hilfsassistent am Botan. Institut der Techn. Hochschule in **Dresden-A.**, Pestalozzistr. 23.

Maurizio, Dr. **Adam**, emer. o. Professor d. Techn. Hochschule in Lemberg, Prof. ehrenhalber d. Univers. Warschau, in **Warschau**, Akademicka 3.

Maximow, Dr. **Nicolaus A.**, Professor der Botanik in **Petersburg (Leningrad)**, Zeliabova(große Koniuschennaia)str. 1, w. 7.

Medisch, Dr. **Mark Nikolajewitsch**, Professor in **Gorki** (Weißrußld.), Land- u. forstwirtschaftl. Akademie.

Meigen, Dr. **Friedrich**, Oberstudienrat i. R. in **Dresden-A. 16**, Holbeinstr. 107.

Melchior, Dr. **Hans**, Oberassistent am Botan. Museum in **Berlin-Dahlem**, Königin-Luise-Str. 6—8.

Merjanian, **Artem. S.**, Professor am Kubanischen Landwirtschaftl. Institut in **Krasnodar** (Rußland, Nordkaukasus), Krasnaja 39.

Merkenschlager, Dr. **Fritz,** Regierungsrat, Vorsteher des Laboratoriums für Botanik der Biolog. Reichsanstalt in **Berlin-Dahlem,** Königin-Luise-Str. 19.

Metzner, Dr. **Paul,** a. o. Prof. f. angew. Botanik an d. Universität in **Tübingen,** Rappstr. 47, II.

Mevius, Dr. **Walter,** Privatdozent an der Universität in **Münster i. W.,** Annenstr. 11, I.

Meyer, Dr. **Adolf,** Bibliotheksrat, Privatdozent an der Universität in **Hamburg 26,** Sievekingsallee 10, I.

Meyer, Dr. **Fritz Jürgen,** a. o. Professor an d. Technischen Hochschule in **Braunschweig,** Damm 34.

Meyer, Dr. **K. J.,** Professor in **Moskau 1.,** Mestschanskaja-Straße 28, Bot. Garten d. Universität.

Michaelis, Dr. **Peter,** 1. Assistent am Botan. Institut der Techn. Hochschule in **Stuttgart.**

Middendorff, Dr. **Erich,** in **Hannover,** Seilerstt. 11.

Miehe, Dr. **Hugo,** o. Professor der Botanik und Direktor des Instituts für Botanik der Landw. Hochschule Berlin, in **Berlin-Lichterfelde-West,** Stubenrauchstr. 10.

Migula, Dr. **Walter,** Hofrat, früher Professor der Botanik an der Forstakademie in **Eisenach,** Richard-Wagner-Str. 3.

Mildbraed, Dr. **Johannes,** Kustos und Professor am Bot. Museum in **Berlin-Dahlem,** Königin-Luise-Str. 6—8.

Miller, Victor, Professor am Polytechnischen Institut in Iwanowo-Wosnessensk, in **Moskau 34,** Ostojenka 40, app. 2.

Miyoshi, Dr. **Manabu,** em. Professor der Botanik an der Kaiserl. Universität, Mitglied der Kaiserl. Akademie, in **Tokio,** Nishikatamachi 10.

Möbius, Dr. **Martin,** emer. o. ö. Professor der Botanik, Geh. Reg.-Rat, in **Frankfurt a. M.,** Freiherr-vom-Stein-Str. 52.

Modilewski, Dr. **Jakob,** Professor, Leiter der Zytologischen Abteilung im Botan. Forschungsinstitut in **Kiew** (Ukraine), Karawajewskaia 17—6.

Molisch, Dr. **Hans,** o. ö. Universitätsprofessor i. R. in **Wien VIII,** Zeltgasse 2.

Moenikes, Dr. **Adalbert,** wissenschaftl. Mitarbeiter der I. G. Farbenindustrie A. G., Leverkusen, Abteilung Schädlingsbekämpfung, in **Köln a. Rh.,** Platz der Republik 1, III.

Mönkemeyer, Wilhelm, Garteninspektor i. R. in **Leipzig-Schl. W 31,** Könneritzstr. 7, I.

Montesantos, Dr. **Nikolaus,** Professor an der Universität in **Thessaloniki** (Griechenland), Ag. Sophia 31, II.

Montfort, Dr. **Camill**, Professor d. Botanik an der Universität in **Halle a. S.**, Mozartstr. 24, I.

Moog, Dr. **Heinrich**, Dipl.-Ldw., Wiss. Assistent an d. Wissenschaftl. Abteilung der staatl. Rebenveredlungsstation an der Lehr- und Forschungsanstalt für Wein-, Obst- und Gartenbau in **Geisenheim a. Rh.**, Gartenstr. 17.

Morávek, Dr. **Vladimir**, Assistent am Institut für Pflanzenphysiologie der tschech. Masaryk-Universität in **Brünn**, Kaunicova 63.

Morstatt, Dr. **Hermann**, Professor, Regierungsrat und Mitglied der Biologischen Reichsanstalt in **Berlin-Dahlem**, Königin-Luise-Straße 19.

Mothes, Dr. **Kurt**, Privatdozent der allgemeinen und pharmazeutischen Botanik, Assistent am Botan. Institut in **Halle a. S.**, Am Kirchtor 1.

Mühldorf, Dr. **Anton**, Privatdozent an der Universität in **Cernauți (Czernowitz)**, Romänien.

Müller, Dr. **Arno**, Regierungsrat im Reichsgesundheitsamt in **Berlin-Friedenau**, Retzdorffpromenade 2, II.

Müller, Dr. **H. A. Clemens**, in **Berlin W 30**, Rosenheimer Straße 12, II.

Müller, Dr. **Hans Carl**, Professor, Direktor der Agrikulturchemischen Kontrollstation und der Versuchsstation für Pflanzenkrankheiten in **Halle a. S.**, Karlstr. 10.

Müller, **Justus**, in **Hamburg 24**, Lübecker Str. 45, I.

Müller, Dr. **Karl**, Direktor des Badischen Weinbauinstituts in **Freiburg i. B.**

Müller, Dr. **Karl Otto**, Privatdozent a. d. Landwirtschaftl. Hochschule Berlin, Professor a. d. Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft in **Berlin-Dahlem**, Königin-Luise-Str. 19, z. Zt. in Angora, Türkei, Landwirtschaftsministerium.

Müller, Dr. **Rudolf**, Professor für Pharmakognosie an der Universität in **Graz** (Steiermark), Universitätsplatz 4.

Münch, Dr. **Ernst**, o. Professor d. Botanik, Vorstand des Botanischen Instituts und des Forstbotanischen Gartens der Forstlichen Hochschule in **Tharandt** (Sachsen).

Muth, Dr. **Franz**, Professor, Direktor der Höheren Lehr- und Forschungsanstalt für Wein-, Obst- und Gartenbau in **Geisenheim a. Rh.**

Nakano, Dr. **H.**, Professor am Botan. Inst. u. Garten d. Univers. in **Tokio**, Koishikawa-Ku.

Naumann, Dr. **Arno**, a. o. Professor, Dipl.-Ing. f. Chemie, Hofrat, Studiendirektor a. D. in **Pillnitz a. E.**, Bergschloß.

Naumann, Dr. **Einar**, Dozent für Botanik und Limnologie an der Universität in **Lund** (Schweden), Leiter des limnologischen Laboratoriums Aneboda.

Nawaschin, Dr. **M. S.** in **Moskau**, Piatnitzkaja 48, Timiriaseff Federal Institute of Scientific Research, Division of Experimental Evolution.

Neeff, Dr. **Friedrich**, in **Stuttgart-Degerloch**, Löwenstr. 99.

Němec, Dr. **Bohumil**, o. Professor der Anatomie und Physiologie der Pflanzen an der Karls-Universität in **Prag II**, Benatska 433.

Nessel, **H.**, Garteninspektor in **Gießen**, Senckenbergstr. 6.

Netolitzky, Dr. **Fritz**, Professor für Pharmakognosie u. Pflanzenanatomie an der Universität in **Czernowitz** (**Cernăuti**, Romänien); Wiener Adresse: Wien V, Kleine Neugasse 5.

Neumayer, Dr. **Hans**, Hochschulassistent, Generalsekretär u. Redakteur der Zoolog.-Botan. Gesellschaft in **Wien III**, Rennweg 14.

Niedenzu, Dr. **F.**, Geh. Reg.-Rat, emer. Professor an der Staatl. Akademie in **Braunsberg** (Ostpreußen).

Niehus, **Johannes**, Garten-Oberinspektor in **Würzburg**, Klinikstr. 1.

Niemann, **Gustav**, Lyzeal-Oberlehrer in **Magdeburg**, Augustastr. 18.

Niemeyer, Dr. **Ludwig**, Assistent der Zweigstelle der Biologischen Reichsanstalt in **Berncastel-Cues/Mosel.**

Nienburg, Dr. **Wilhelm**, o. Professor a. d. Universität in **Kiel**, Adolfstr. 52.

Niethammer, Dr. **Anneliese**, Hochschulassistentin in **Prag I**, Husová 5.

Nikitin, **Peter A.**, Assistent an der Landwirtschaftl. Hochschule in **Voronesch** (Rußland).

Nilsson-Ehle, Dr. **H.**, Professor in **Svalöf** (Schweden), Sveriges Utsädesförening.

Nitzschke, Dr. **Hans**, Oberstudienrat in **Wilhelmshaven**, Kaiserstraße 73 III.

Noack, Dr. **Konrad L.**, o. Professor d. Botanik an d. Forstl. Hochschule in **Eberswalde**, Breite Str. 58.

Noack, Dr. **Kurt**, o. Professor, Vorstand des Botanischen Instituts d. Universität in **Erlangen**, Botanischer Garten.

Nordhausen, Dr. **Max**, o. Professor der Botanik in **Marburg a. L.**, Marbacher Weg 20.

Nuernbergk, Dr. **Erich**, in **Utrecht** (Holland), Botanisch Laboratorium, Lange Nieuwstraat 106.

Oberkirch, **K.**, Mittelschullehrer in **Essen-Borbeck**, Germaniastr. 245.

Ohara, **Kametaro**, Professor d. Rohstofflehre u. Mikroskopie am Institut f. Warenkunde, Koto-Shyogyo-Gakko (Handelshochschule) in **Nagoja** (Japan).

Ohga, Dr. **Ichiro**, Professor der Botanik am Educational College, S. M. R., in **Mukden** (Mandschurei).

Oehlkers, Dr. **Friedrich**, Professor, Vorstand des Botanischen Institutes und Botanischen Gartens der Techn. Hochschule in **Darmstadt**, Eichbergstr. 7, I.

Oksijuk, **Peter**, Wissenschaftl. Mitarbeiter am Botan. Museum d. Ukrainischen Akademie d. Wissenschaften, Dozent am Landwirtsch. Institut in **Kiew** (Ukraine), Tarassowskaja 19/8.

Olszewski, **Wolf**, Stadtamtsrat in **Dresden-N.**, Wilhelminenstr. 9.

Oltmanns, Dr. **Friedrich**, o. Professor an der Universität, Direktor des Botan. Instituts und Gartens, Geh. Hofrat, in **Freiburg i. B.**, Jakobistr. 23.

Oppenheim, **I. D.**, Assistent am Institut f. d. Naturkunde Palästinas in **Rehoboth** (Palästina).

Oppenheimer, Dr. **Heinz**, Botaniker in **Sichron-Jakob** bei Haifa (Palästina).

Oertel, **Adolf**, Garteninspektor in **Halle**, Kirchtor 1.

Ostenfeld, Dr. **C. H.**, Professor an der Universität, Direktor des Botanischen Gartens in **Kopenhagen**, Gothersgade 140.

Ostrowskaja, **Manefa Konstantinowna**, Dozentin für Pflanzenphysiologie am Landwirtschaftl. Institut in **Samara** (Rußland), Kasanskaja No. 138, Wohn. 11.

Otto, Dr. **Hermann**, Oberstudienrat, Leiter der Biologischen Abteilung a. d. Staatl. Hauptstelle für den naturwissenschaftl. Unterricht, in **Berlin O 17**, Am Schlesischen Bahnhof 2, III.

Overbeck, Dr. **Fritz**, Privatdozent, Assistent am Botanischen Institut d. Universität, in **Frankfurt a. M.**, Viktoria-Allee 9.

Oxner, **Alfred Nikolajewitsch**, Kustos am Botan. Garten in **Kiew** (Ukraine), Kominternstr. 1.

Paál, Dr. **Árpád**, Professor, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität in **Budapest VIII**, Muzeum körut 4.

Pabisch, **Heinrich**, Professor, Dozent für technische Botanik und Rohstofflehre in **Wien VI**, Grasgasse 5.

Paeckelmann, **Wolfgang**, Oberstudiendirektor am Staatl. Wilhelmsgymnasium in **Kassel**, Humboldtstr. 1a.

Pammel, **Louis Hermann**, Ph. D., Professor der Botanik an dem Jowa State College, President Jowa State Board of Conservation in **Ames**, Jowa (U. S. A.).

Pantanelli, Dr. **Enrico**, Direktor der Landwirtschaftlichen Versuchsstation (Stazione agraria sperimentale) in **Bari** (Italien).

Pape, Dr. **Heinrich**, Regierungsrat an der Biolog. Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Zweigstelle **Kiel-Kitzeberg.**

Parija, Pran Kisan, M. A., Professor der Botanik in **Cuttack** (Bihar and Orissa), Indien, Ravenshaw College.

Pascher, Dr. **Adolf**, ord. Professor der Botanik an der Deutschen Universität in **Prag II**, Viničná 3a.

Patschovsky, Dr. **Norbert**, Studienassessor in **Neurode**, Grafschaft Glatz, Schles., Bergstr. 7.

Paul, Dr. **Hermann**, Professor, Regierungsrat an der Bayerischen Landesanstalt für Moorwirtschaft in **München**, Hedwigstr. 3, I.

Paulmann, Dr. **Richard**, J. G. Farbenindustrie A. G., Abt. Schädlingsbekämpfung, in **Leverkusen** bei Köln a. Rh.

Pauson-Herzfelder, Dr. **Helene**, in **Bamberg**, Ottostr. 7.

Pax, Dr. **Ferdinand**, o. Professor, Geh. Regierungsrat, in **Breslau IX**, Sternstr. 108.

Peirce, George James, o. Professor der Botanik und der Pflanzenphysiologie an der **Leland Stanford Junior University**, Kalifornien (U. S. A.).

Peklo, Dr. **Jaroslav**, o. Professor der Phytopathologie und Vorstand des phytopathologischen Instituts an der böhm. Hochschule für Land- und Forstwirtschaft, in **Prag-Vrsovice 28**, Havlíčkovy sady.

Perfiliev, Dr. **Boris**, Leiter der Biologischen Borodin-Station der Leningrader Naturforscher-Gesellschaft, Assistent am Botan. Institut der Universität in **Petersburg (Leningrad) 3**, Zwerinskaja 42.

Peter, Dr. **A.**, Geh. Regierungsrat, emer. o. Professor der Botanik an der Universität in **Göttingen**, Wilhelm-Weber-Str. 2.

Peters, Dr. **Leo**, Regierungsrat, in **Berlin-Dahlem**, Biologische Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft.

Peters, Dr. **Theodor**, Studienrat in **Braunschweig**, Helmstedter Straße 91, II.

Peterschilka, Dr. **Franz**, Professor für Warenkunde an der Deutschen Handelsakademie in **Prag I**, Masná 8.

Petersen, Fritz-Jürgen, in **Groß-Flottbeck**, Viktoriastr. 12.

Petersen, Karl, Mittelschullehrer in **Lübeck**, Schillerstr. 7.

Pfeiffer, Gustav, Fabrikbesitzer in **Neustadt a. T.** (Böhmen).

Pfeiffer, Dr. **Hans**, Lehrer in **Bremen I**, Wilhelmstr. 7.

Pieschel, Dr. **Erich**, in **Berlin-Steglitz**, Schöneberger Str. 11.

Pietsch, Albert, Lehrer, Kommissar f. Naturdenkmalpflege i. Kr. Niederbarnim, in **Wensickendorf** bei Berlin.

Pilger, Dr. **Robert**, Zweiter Direktor d. Botan. Gartens und Museums in Berlin-Dahlem, a. o. Professor an der Universität Berlin, in **Berlin-Dahlem**, Königin-Luise-Str. 6—8.

Pisek, Dr. **Arthur**, Assistent am botan. Institut der Universität in **Innsbruck**, Sternwartestr.

Piskernik, Dr. **Angela**, Assistentin des Landesmuseums in **Laibach** (Jugoslavien).

Plaut, Dr. **Menko**, Leiter des Versuchswesens der Firma Dippe A. G. in **Quedlinburg**, Neuer Weg.

Pohl, Dr. **Franz**, Assistent am botanischen Institut der deutschen Universität in **Prag II**/1965, Viničná ulice 3a.

Pojarkova, Dr. **Antonina**, Wissenschaftliche Mitarbeiterin des Botanischen Gartens in **Petersburg (Leningrad)**, Kurlandskaja 6, Wohn. 60.

Poellnitz, Dr. **Karl von**, in **Oberlödla** bei Rositz, Kreis Altenburg, Thüringen.

Porodko, Dr. **Th. M.**, Professor der Anatomie und Physiologie der Pflanzen an dem Institut für Volksaufklärung in **Odessa** (Ukraine), Kominternstr. 2.

Porsch, Dr. **Otto**, Professor an der Hochschule für Bodenkultur, Lehrkanzel für Botanik, in Wien XVIII, Hochschulstr. 17, Privatadresse **Wien VIII**, Zeltgasse 6.

Port, **Jaan**, Magister der Botanik, z. Zt. wiss. Stipendiat der Univ. Tartu (Dorpat), in **Berlin-Steglitz**, Wrangelstr. 5, I.

Portheim, **Leopold**, Leiter der Biologischen Versuchsanstalt der Akademie der Wissensch. in **Wien IV**, Karolinengasse 5.

Potthoff, Dr. **Heinz**, Wissenschaftl. Assistent an der Lehr- und Forschungsanstalt für Gartenbau in Berlin-Dahlem, in **Berlin-Steglitz**, Horst-Kohl-Str. 6, IV.

Prát, Dr. **Silvestr**, Privatdozent, Pflanzenphysiol. Institut d. Karls-Universität in **Prag (Praha) II**/433, Benátská 2.

Prianischnikow, **Dem. Nik.**, Dr. agr., Dr. phil. h. c. (Breslau), Professor in **Moskau VIII**, Landwirtschaftliche Akademie.

Pringsheim, Dr. **Ernst G.**, o. ö. Professor, Vorstand d. Pflanzenphysiol. Institutes d. deutschen Universität in **Prag II**, Viničná 3a.

Printz, Dr. **Henrik**, Professor, Direktor des botan. Instituts d. norweg. Landwirtsch. Hochschule in **Aas** bei Oslo (Norwegen).

Pritzel, Dr. **Ernst**, Professor, Studienrat in **Berlin-Lichterfelde**, Hans-Sachs-Str. 4.

Proskorjakov, **Eugeny I.**, Assistent an der Landwirtschaftl. Hochschule in **Voronesch** (Rußland).

Pulle, Dr. **August Adriaan**, Professor der speziellen Botanik an der Universität Utrecht, Direktor des Botan. Museums und Herbariums der Universität und des botan. Gartens „Cantonspark“, in **Baarn** (Niederlande), Javalaan 5.

Quednow, Klaus, Apotheker in **Braunschweig**, Helmstedter Str. 104.

Rabanus, Dr. **Adolf**, I. G. Farbenindustrie A.-G., Werk **Uerdingen** (Niederrhein), Am Rottgen 30.
Rabbas, Dr. **Paul**, Wissenschaftlicher Mitarbeiter bei d. I. G. Farbenindustrie A.-G. in **Leverkusen b. Köln a. Rh.**, Biolog. Institut.
Rabien, Dr. **Herbert**, Assistent am Botanischen Institut in **Braunschweig**, Fallerslebertorwall 7.
Radermacher, Dr. **A.**, in **Probollingo** (Java).
Rasdorsky, **Wladimir**, Professor der Botanik an dem Landwirtschaftl. und an dem Pädagogischen Institut in **Wladikawkas** (Rußland), Butyrin Nr. 18.
Rawitscher, Dr. **Felix**, a. o. Professor für Forstbotanik in **Freiburg i. B.**, Kronenstraße 18.
Raydt, Frl. Dr. **Gerda**, in **Berlin-Dahlem**, Spohrstr. 5.
Regel, Dr. **Constantin**, Professor an der Universität, Direktor des Botanischen Gartens in **Kaunas** (**Kowno**, Litauen), Botanischer Garten.
Rehder, **Alfred**, Kurator des Herbariums am Arnold-Arboretum, Harvard-Universität, in **Jamaica Plain**, Mass. (U. S. A.), Orchard Str. 62.
Rehsteiner, Dr. **Hugo**, Erziehungsrat in **St. Gallen**, Eschenstr. 1.
Reiche, Dr. **Hildegard**, in **Berlin O 17**, Stralauer Allee 25a.
Reimers, Dr. **Hermann**, Assistent am Botan. Garten in **Berlin-Dahlem**, Botanisches Museum, Königin-Luise-Str. 6—8.
Reinau, Dr. **Erich**, in **Berlin-Lichterfelde-Ost**, Heinersdorfer Str. 26.
Reinhardt, Dr. **Max Otto**, a. o. Professor a. d. Universität Berlin i. R., in **Hedersleben** (Bez. Magdeburg).
Reinke, Dr. **Johannes**, Professor emer. der Botanik a. d. Universität Kiel, Geh. Regierungsrat, in **Preetz** (Holstein), Klosterhof 20.
Reinsch, Dr. **Johannes**, Studienassessor in **Zittau i. Sa.**, Uferstr. 11, II.
Reitler, Dr. **Josef**, Pfarrer in **Monzel** (Mosel), Post Osann.
Renner, Dr. **Otto**, o. Professor der Botanik, Direktor des Botanischen Instituts und Gartens der Universität in **Jena**, Marienstr. 1.
Richter, **Andreas**, Professor an der Universität, Vorstand d. Abteilung f. angewandte Botanik d. Landwirtschaftl. Versuchsstation in **Saratow** (Rußland).

Richter, Dr. **Oswald**, o. ö. Professor d. Botanik, Warenkunde, technischen Mikroskopie und Mykologie an der Deutschen Technischen Hochschule in **Brünn** (Mähren), Beamtenheim, Lerchgasse 17.

Richter, Dr. **Paul**, Professor, Studienrat i. R. in **Lübben** (Spreewald), Lindenstr. 12.

Riebner, Dr. **Fritz**, Mittelschullehrer in **Brandenburg a. H.**, Wilhelmsdorfer Str. 56.

Riede, Dr. **Wilhelm**, Privatdozent, Oberassistent am Botan. Institut der Landwirtschaftl. Hochschule Bonn-Poppelsdorf, in **Bonn a. Rh.**, Meckenheimer Allee 106, II.

de Riencourt de Longpré, Patrick, Naturforscher in **Château de Charmont (Aube)**, Frankreich.

Rimbach, Dr. **A.**, in **Riobamba**, Ecuador.

Rippel, Dr. **August**, o. Professor, Direktor des Instituts für landwirtschaftliche Bakteriologie an der Universität in **Göttingen**, Münchhausenstr. 14.

Risch, **Carl**, Apothekenbesitzer in **Bärwalde** (Neumark).

Riße, Dr. **Karl**, Lehrer in **Ülzen b. Unna i. Westf.**

Röber, **Friedrich**, Studienassessor in **Dresden-A. 16**, Pfotenhauerstraße 35, III.

Roberg, Dr. **Max**, Apotheker, Assistent am Botan. Garten, in **Münster i. W.**, Botanisches Institut.

Robinsohn, Dr. **Isak**, Arzt in **Wien**, Glasergasse 27.

Robinson, **Wilfrid**, D. Sc., Professor der Botanik, University College of Wales, in **Aberystwyth**, Wales (Großbritannien), Caradog Rd., Stoneleigh.

Rohweder, **Heinrich**, Studienrat in **Kiel**, Feldstr. 92, II.

Roll, **Jakob**, Professor am Landwirtschaftl. Institut in **Charkow** (Rußland), Tchajkowskaja, 14, 3.

Rompel, Dr. **Jos.**, S. J., Professor der Naturgeschichte am Jesuitengymnasium in **Feldkirch** (Vorarlberg).

Rosenberg, Dr. **Otto**, Professor der Botanik und Vorstand des Botan. Instituts der Universität in **Stockholm**, Tegnérlunden 4.

Roshardt, Dr. **P. A.**, Gymnasiallehrer in **Stans** (Schweiz).

Ross, Dr. **Hermann**, Professor, Hauptkonservator und Abteilungsleiter i. R., Stellvertreter des Leiters des Botanischen Museums (Herbarium) in **München 38**, Stievestr. 7.

Rossner, Dr. **Ferdinand**, Studienrat in **Eisleben**, Hessestr. 22.

Roth, Dr. **Franz**, Studienrat in **Bonn a. Rh.**, Beethovenstr. 53.

Rübel, Dr. **Eduard**, Professor a. d. Eidgen. Techn. Hochschule in **Zürich V**, Zürichbergstr. 30.

Rudloff, Dr. **Friedrich,** z. Zt. in **Berlin-Dahlem,** Institut für Vererbungsforschung.

Rudolph, Dr. **Karl,** tit. a. o. Professor an der Deutschen Universität in **Prag II,** Botanisches Institut, Viničná 3a.

Ruhland, Dr. **Wilhelm,** o. Professor an d. Universität, Direktor des Botan. Instituts u. Gartens in **Leipzig,** Linnéstr. 1.

Ruoff, Selma, wissenschaftl. Hilfsarbeiterin an der Bayrischen Landesanstalt für Moorwirtschaft in **München,** Amalienstr. 53, III.

Rüster, Dr. **Paul,** in **Breslau I,** Schweidnitzerstr. 32.

Ruttner, Dr. **Franz,** Privatdozent, tit. a. o. Prof. an der Universität Wien, Leiter der Biologischen Station, in **Lunz am See** (Nieder-Österreich).

Rybin, Dr. **Dmitry A.,** Assistent am Landwirtschaftl. Institut in **Petersburg (Leningrad),** Petropavlovskaja 8, Wohnung 26.

Rybin, Dr. **Wladimir,** Assistent am Institut für angewandte Botanik und Neue Kulturen in **Petersburg (Leningrad),** Herzenstr. 44.

Rytz, Dr. **Walter,** a. o. Professor der Botanik a. d. Universität in **Bern** (Schweiz), Ländteweg 5.

Rywosch, S., in **Zürich,** Universitätsstr. 80.

Sabalitschka, Dr. **Theodor,** Privatdozent an der Universität Berlin, in **Berlin-Steglitz,** Elisenstr. 7.

Sachße, Hans, Forstmeister in **Oberwiesenthal** (Sachsen), Forstamt Unterwiesenthal.

Sahni, Birbal, M. A., F. G. S., D. Sc., Professor der Botanik in **Lucknow,** Indien, Lucknow University.

Saito, Dr. **K.,** Professor, Superintendent in **Dairen** (Dalny), Manchuria, The Central Laboratory of the South Manchuria Railway Co.

Sampathkumaran, Dr. **M. A.,** Professor der Botanik in **Bangalore,** Indien, Mysore University, Central College.

Sandt, Dr. **Walter,** Privatdozent an der Universität München, Assistent am botanischen Laboratorium, in **München 38,** Notburgastr. 4.

Sapěhin, Dr. **A.,** Direktor des Ukrainischen Genetischen und Pflanzenzücht. Institutes, Professor an der Landwirtschaftl. Hochschule in **Odessa** (Ukraine), Postfach 128.

Saupe, Dr. **A.,** Oberstudienrat, Professor in **Dresden,** Kyffhäuserstraße 17.

Schade, Dr. **Alwin,** Studienrat in **Dresden-A. 24,** Nürnbergerstraße 18c, Erdg.

Schaede, Dr. **Reinhold,** Privatdozent, Assistent am botanischen Institut in **Breslau 16,** Piastenstr. 41.

Schaffnit, Dr. **Ernst,** o. Professor an der Landwirtsch. Hochschule in **Bonn,** Hindenburgstr. 119.

Schander, Dr. **R.,** Professor an den Staatl. Landw. Versuchs- und Forschungsanstalten, Direktor des Instituts f. Pflanzenkrankheiten in **Landsberg a. W.,** Theaterstr. 25.

Schanidze, Frl. **Marie,** in **Tiflis,** Botanischer Garten.

Scheibe, Dr. **Arnold,** Assistent a. d. Biologischen Reichsanstalt Berlin-Dahlem, in **Berlin-Steglitz,** Albrechtstr. 15.

Scheibe, Johanna, Studienrat in **Pirna a. Elbe,** Weststr. 26.

Schelle, Ernst, Universitäts-Garteninspektor in **Tübingen,** Botan. Garten, Rümelinstr. 32.

Schellenberg, Dr. **Gustav,** a. o. Professor in **Göttingen,** Botanisches Institut.

Schiemann, Dr. **Elisabeth,** Privatdozentin an der Landw. Hochschule Berlin, in **Berlin-Dahlem,** Institut für Vererbungsforschung, Albrecht-Thaer-Weg 6.

Schiller, Dr. **Josef,** Universitäts-Dozent in **Wien XII,** Tivoligasse 55.

Schilling, Dr. **August I.,** Professor, Oberstudienrat a. Realgymnasium, Privatdozent der Botanik an der Technischen Hochschule in **Darmstadt,** Büchnerstr. 12.

Schilling, Dr. **Ernst,** Vorsteher d. Botan. und Züchtungsabteilung am Forschungsinstitut für Bastfasern in **Sorau N.-L.**

Schindler, Otto, Professor, Direktor d. Höh. Staatslehranstalt für Gartenbau in **Pillnitz a. E.,** Schloßstr. 59.

Schinz, Dr. **Hans,** o. Professor in **Zürich 7,** Biberlinstr. 15.

Schkorbatoff, Dr. **Leonidas,** Professor am Institut f. Volksausbildung u. Direktor des Botan. Gartens in **Charkow,** Botan. Institut, Klotschkovskaja 52.

Schlicke, Dr. **Arthur,** Studienrat in **Berlin-Niederschöneweide,** Spreestraße 2, II.

Schlumberger, Dr. **O.,** Regierungsrat und Mitglied der Biolog. Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft in Berlin-Dahlem, Privatadresse: **Berlin-Wilmersdorf,** Laubacher Str. 41.

Schmid, Dr. **Günther,** a. o. Professor in **Halle a. S.,** Botan. Institut, Am Kirchtor 1.

Schmidt, Dr. **Alexander,** Studienrat in **Zwickau (Sa.),** Lothringer Str. 1.

Schmidt, Dr. **Ernst Willy,** in **Klein-Wanzleben,** Bezirk Magdeburg, Zuckerfabrik.

Schmidt, Dr. **Karl,** in **Karlsruhe i. B.,** Kaiserstr. 12.

Schmidt, Dr. **Otto Christian,** Assistent am Botan. Museum in Berlin-Dahlem, in **Berlin-Friedenau,** Bennigsenstr. 8.

Schmidt, Dr. **Paul,** Oberlehrer am Gymnasium in **Wittenberg,** Sternstr. 94.

Schmucker, Dr. **Theodor**, Assistent am Institut f. allgemeine Botanik u. Pflanzenphysiologie d. Universität in **Göttingen**, Wilhelm-Weber-Str. 46.

Schnarf, Dr. **Karl**, Privatdozent a. d. Universität, Gymnasialprofessor in **Wien III**, Rennweg 14, Botan. Institut.

Schnegg, Dr. **Hans**, o. Hochschulprofessor in **Weihenstephan**, Post Freising, Ober-Bayern.

Schneider, Dr. **Erich**, Assistent am Botan. Institut der Universität in **Breslau 9**, Göppertstr. 6—8.

Schneider, Dr. **Friedrich**, Saatzuchtdirektor in **Klein-Wanzleben**, Bez. Magdeburg.

Schober, Dr. **Alfred**, Professor, Oberschulrat in **Hamburg 24**, Lerchenfeld 7.

Schoenebeck, **Bruno**, Lehrer in **Berlin-Neukölln**, Roseggerstr. 17, I.

Schoenichen, Dr. **Walther**, Professor, Direktor d. Staatl. Stelle f. Naturdenkmalspflege in Preußen, in **Berlin-Wilmersdorf**, Spessartstr. 3.

Schönland, Dr. **Selmar**, em. Professor in **Grahamstown**, Südafrika, Aylesby.

Schottländer, Dr. **Paul**, Ritterguts- und Fideikommißbesitzer Schloß Hartlieb, Kr. Breslau, Ehrenbürger der Universität Breslau, Senator der Kaiser-Wilh.-Ges. zur Förderung d. Wissenschaft, in **Breslau 5**, Tauentzienplatz 2.

Schoute, Dr. **Johannes Cornelis**, Universitätsprofessor in **Groningen** (Holland), Zuiderpark 2.

Schratz, Dr. **Eduard**, in **Tucson** (Ariz.), U. S. A., Desert Laboratory.

Schreiber, Dr. **Ernst**, Kustos für Botanik a. d. Staatl. Biologischen Anstalt auf **Helgoland**.

Schröder, Dr. **Dominicus**, Botaniker an der Moorversuchsstation in **Bremen**, Georgstr. 46.

Schröder, Dr. **Franz**, Regierungsrat und Mitglied des Reichsgesundheitsamtes Berlin, in **Berlin NW 87**, Klopstockstr. 18.

Schroeder, Dr. **H.**, o. Professor der Botanik in **Hohenheim** b. Stuttgart, Landwirtschaftl. Hochschule.

Schrodt, Dr. **Julius**, Stud.-Direktor i. R., Professor, in **Gardelegen**.

Schrödter, Dr. **Kurt**, Studienrat in **Halberstadt**, Plantage 3.

Schröter, Dr. **Carl**, emer. Professor der Botanik an der Eidgen. Technischen Hochschule in **Zürich**, Merkurstraße 70.

Schube, Dr. **Theodor**, Professor, Studienrat i. R. in **Breslau VIII**, Clausewitzstr. 5.

Schubert, Dr. **Kurt**, Studienassessor in **Berlin-Südende**, Berliner Str. 4.

Schüepp, Dr. **Otto**, a. o. Professor an der Universität Basel, in **Reinach**, Baselland, Bruderholzstr. 51.

Schulz, Hermann, Direktor des Botanischen Gartens der Stadt Kassel, in **Kassel,** Rothenditmolder Str. 14.

Schulz-Gaebel, cand. rer. nat. in **Kiel,** Gutenbergstr. 18.

Schulze, Dr. **Bruno,** wissenschaftl. Hilfsarbeiter am Materialprüfungsamt in **Charlottenburg,** Schillerstr. 80, II.

Schumacher, Dr. **Walter,** Assistent am Botan. Institut d. Universität in **Bonn a. Rh.,** Meckenheimer Allee 35, I.

Schürhoff, Dr. **Paul Norbert,** Privatdozent d. Botanik an d. Universität, in **Berlin SW 61,** Wilmsstr. 1.

Schussnig, Dr. **Bruno,** Privatdozent, Assistent an der Lehrkanzel für systematische Botanik der Universität in **Wien III,** Rennweg 14.

Schwartz, Dr. **Oskar,** wissenschaftl. Hilfsarbeiter am Institut für allgem. Botanik in **Hamburg 36,** Jungiusstr. 6.

Schwartz, Dr. **Wilhelm,** Privatdozent f. Botanik a. d. Technischen Hochschule Karlsruhe, Regierungsbotaniker a. d. Badischen Landwirtschaftl. Versuchsanstalt Augustenberg, in **Durlach i. B.,** Beethovenstr. 16, I.

Schwarz, Dr. **Walter,** Assistent in **Prag II,** Pflanzenphysiolog. Institut, Viničná 3a.

Schwarze, Dr. **Curt,** Kustos der Schausammlungen des Institutes für allgemeine Botanik in **Hamburg 36,** Jungiusstr. 6.

Schwede, Dr. **Rudolf,** a. o. Professor für Botanik an der Technischen Hochschule in **Dresden,** Gutzkowstr. 28.

Schweickerdt, Dr. **Herold,** in **Pretoria** (Südafrika), Pretoria street 653.

Schweizer, Dr. **Georg,** Botan. Assistent in **Hohenheim** (Württbg.), Landw. Hochschule, Landes-Versuchsanstalt für landw. Chemie.

Schwemmle, Dr. **Julius,** Privatdozent an der Universität Berlin und Assistent am Pflanzenphysiolog. Institut in **Berlin-Dahlem,** Königin-Luise-Str. 1—3.

Schwickerath, Dr. **Mathias,** Studienrat in **Aachen,** Goethestr. 25.

Sebelin, Dr. **Christian,** wissenschaftl. Hilfsarbeiter am Institut für angewandte Botanik, in **Hamburg 5,** Kreuzweg 10—12.

Seckt, Dr. **Hans,** Professor der Botanik an der Universität in **Cordoba** (Argentinien), Universidad, Facultad de Ciencias Exactas.

Secretan, Ernest, Gutsbesitzer a. Obstgut **Hohenau,** Post **Trebur** i. Hessen.

Seeliger, Dr. **Rudolf,** Regierungsrat und Mitglied der Biolog. Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft zu Berlin-Dahlem, Zweigstelle **Naumburg a. S.,** Sedanstr. 37.

Seidel, Dr. **Kurt,** Assistent am Institut für Getreidelagerung, in **Charlottenburg,** Giesebrechtstr. 11.

Seifert, Dr. **Fritz,** Leiter der Flußüberwachungsstelle in **Gerstungen b. Erfurt.**

Sen-Gupta, Dr. **Jatis**, in **Dacca** (Bengal), 52 Moni Hossain Lane.

Senn, Dr. **Gustav**, o. Professor der Botanik an der Universität, in **Basel**, Schönbeinstr. 6.

Sernander, Dr. **Rutger**, Professor der Botanik an d. Universität in **Upsala** (Schweden).

Seybold, Dr. **A.**, in **Köln a. Rh.**, Botan. Institut.

Shadowsky, **Anatol**, Assistent an der Universität in **Moskau 10**, Mestschanskaja 28, Botan. Garten d. Univers.

Shibata, Dr. **K.**, Professor in **Tokio** (Japan), Botanisches Institut der Universität Koishikawa.

Shimbo, Dr. **J.**, Professor der Botanik an der höheren Schule in **Niigata** (Japan).

Shull, **George Harrison**, Ph. D. (Chicago), Professor der Botanik und Entwicklungslehre, Princeton University, in **Princeton**, New Jersey, U. S. A., Jefferson Road 60, Grayhome.

Siebert, Dr. **Alfred**, in **Göttingen**, Schillerstr. 4.

Sierp, Dr. **Hermann**, o. ö. Prof. und Direktor des Botanischen Gartens der Stadt Köln, in **Köln a. Rh.-Zollstock**, Vorgebirgstr. 51.

Silberschmidt, Dr. **Karl**, Studienassessor, Assistent am Pflanzenphysiologischen Institut in **München**, Isabellastr. 22.

Simon, Dr. **Joseph**, Professor in **Dresden-A.**, Wintergartenstr. 19.

Simon, Dr. **Siegfried Veit**, o. Professor in **Bonn a. Rh.**, Botanisches Institut d. Universität.

Sinotô, **Yosito**, Assistent d. Botanik an d. Fakultät d. Wissenschaften in **Tokio**, Botan. Institut des Botan. Gartens d. kais. Universität Koishikawa.

Sirks, Dr. **Marius Jacob**, Botaniker am Institut f. Pflanzenzüchtung der landw. Hochschule in **Wageningen** (Niederlande), Otto van Gelreweg 2.

Skarnitzl, Dr. **Eduard**, Ph. Mr., Universitätsdozent in **Prag-Smíchow** Preslova ulice 11, Co. 1269.

Skene, **Macgregor**, D. Sc., Lecturer of Botany, Universität in **Bristol** (England), 36 Lawrence Grove, Henleaze.

Skottsberg, Dr. **Carl**, Professor, Direktor des Botan. Gartens in **Gothenburg**, Schweden.

Skvortzov, **B. W.**, Vorstand d. Biol. Laborator. d. Kommerz-Schule in **Harbin**, Poststr. 76, Mandschurei (China).

van Slogteren, Dr. **Egbertus**, Professor, Direktor des Laboratoriums für Blumenzwiebel-Untersuchungen in **Lisse Z. H.** (Holland).

Smirnow, **Alexander**, Professor f. Pflanzenphysiologie u. Mikrobiologie in **Krasnodar** (Nordkaukasien, Rußland), Landwirtschaftl. Hochschule, Institut für Tabakforschung, Postkast. 55.

Smirnow, Paul, Assistent am Botan. Institut der 1. Moskauer Staatsuniversität in **Moskau,** Herzensstr. 6.

Smirnow, Peter, Professor am Gorsky Pädagogischen Institut in **Wladikawkas** (Rußland), Gymnasitscheskaja 15.

Snell, Dr. **Karl,** Regierungsrat und Mitglied der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft in Berlin-Dahlem, in **Berlin-Steglitz,** Florastr. 6.

Söding, Dr. **Hans,** Privatdozent an der Technischen Hochschule in **Dresden,** Botan. Institut der T. H., Bismarckplatz 18.

Sokolowski, Alexander, Assistent am Institut für Volksbildung, Professor der Botanik am Veterinär-Zootechnischen Institut in **Kiew** (Ukraine), Gogolewska 19, 2.

Sonder, Dr. **Chr.,** Apothekenbesitzer in **Oldesloe** (Holstein).

Späth, Dr. **Hellmut,** Baumschulenbesitzer in **Berlin-Baumschulenweg,** Späthstr. 1.

Sperlich, Dr. **Adolf,** o. ö. Professor der Botanik, Vorstand der botanischen Anstalten der Universität in **Innsbruck,** Salurnerstraße 16.

Spieckermann, Dr. **Albert,** Professor, Direktor der Anstalt f. Pflanzenschutz u. Samenuntersuchung der Landw. Kammer in **Münster in Westf.,** Wilhelmstr. 1.

Spindler, Ernst, Studienrat in **Berlin NO 55,** Bötzowstr. 37.

Spinner, Dr. **Henri,** Professor der Botanik an der Universität in **Neuchâtel** (Schweiz), Champ-Bougin 40.

Spohr, Dr. **Edmund,** Dozent der Botanik und Direktor des Botan. Gartens und d. Pflanzenmorphol.-systemat. Laboratoriums d. Universität in **Dorpat (Tartu)** (Estland), Botanischer Garten.

Staiger, Dr., Nahrungsmittelchemiker in **Berlin-Niederschönhausen,** Blücherstr. 20.

Stapp, Dr. **Carl,** Regierungsrat und Mitglied der Biologischen Reichsanstalt zu Berlin-Dahlem, in **Berlin-Steglitz,** Belfortstr. 31a.

Stark, Dr. **Peter,** Universitätsprofessor, Direktor des botanischen Instituts der Universität in **Frankfurt a. M.,** Ulmenstr. 41.

Staudermann, Dr. **Wilhelm,** in **Frankfurt a. M.,** Schubertstr. 20.

Steffen, Alexander, Gartendirektor in **Pillnitz** bei Dresden.

Stein, Dr. **Emmy,** in **Berlin-Lichterfelde-West,** Margaretenstr. 40.

Steinbrinck, Dr. **Carl,** Realgymnasialprofessor a. D. in **Lippstadt,** Esbecker Str. 4.

Steinecke, Dr. **Fritz,** Privatdozent f. Botanik u. Hydrobiologie in **Königsberg i. Pr.,** Hardenbergstr. 26.

Steiner, Rudolf, Professor am deutschen Realgymnasium in **Prag XII,** Ve Pštrosce 16.

Stephan, Dr. **Johannes**, Assistent in **Tübingen**, Botanisches Institut.

Stern, Dr. **Kurt**, in **Frankfurt a. M.-Niederrad**, Deutschordenstr. 78.

Steyer, Dr. **Karl**, Professor, Oberlehrer, Leiter der Staatlichen Pflanzenschutzstelle und Konservator des Naturhist. Museums in **Lübeck**, Fritz-Reuter-Str. 1.

Stocker, Dr. **Otto**, Studienrat in **Bremerhaven**, Bogenstr. 9.

Stoklasa, Dr. **Julius**, Hofrat, Professor und Direktor der Chemisch-Physiologischen Versuchsstation der tschech. Technischen Hochschule in **Prag XII**, Havličkory sady 58.

Stolley, Dr. **Irmgard**, Assistentin am Botan. Institut in **Freiburg i. Br.**, Schänzleweg 9/11.

Stomps, Dr. **Theodor J.**, Professor der Botanik u. Direktor des botanischen Gartens d. Universität in **Amsterdam**, Kl. Middenlaan 7.

Stoppel, Dr. **Rose**, Universitätsprofessor in **Hamburg**, Jungiusstr. 6.

Straib, Dr. Wilhelm, Assistent am Bot. Inst. d. Techn. Hochschule in **Braunschweig**, Humboldtstr. 8. pt.

Strugger, Dr. **Siegfried**, in **Klagenfurt**, Kärnten, 10.-Oktoberstr. 24.

Suchlandt, Dr. **Otto**, Apotheker in **Davos** (Schweiz), Rhätische Apotheke.

Sukatschew, **Wladimir**, Professor am Forstinstitut in **Petersburg (Leningrad)**.

Suessenguth, Dr. **Karl**, a. o. Professor für Botanik, Konservator am Staatsherbar in **München 38**, Pilarstr. 7, I.

Suzuki, Dr. **Eiryo**, Professor der Pflanzenphysiologie. Anschrift z. Zt. unbekannt.

Svedelius, Dr. **Nils E.**, Professor der Botanik an der Universität in **Upsala** (Schweden), Luthagsesplanaden 12B.

Swirenko, Dr. **D. A.**, Direktor des Botan. Gartens und Professor der Botanik an dem Institut für Volksaufklärung in **Odessa** (Ukraine), Botan. Garten, Boulevard de France 87.

Szabinin, Dr. **Dimitri**, Professor an der Universität in **Perm** (Rußland).

Szabó, Dr. **Zoltán**, Professor der Landwirtschaftl. Botanik a. d. Staatswirtschaftl. Universität in **Budapest VIII**, Eszterházy-utca 3, II.

Tabenzki, Dr. **Alexander**, Professor in **Kiew**, Polytechnisches Institut, Nr. 1, W. 10.

Tereg, **Elinor**, Studienrätin in **Bremen**, Keplerstr. 14.

Theron, **G. C.**, M. Sc., Anschrift z. Zt. unbekannt.

Theune, Dr. **Erich**, Studienrat in **Schweidnitz**, Glubrechtstr. 1.

Thielmann, **Marie**, Privat-Dozentin an der Universität in **Riga** (Lettland), Slokas iela 69.

Thoms, Dr. **H.**, Geh. Regierungsrat, emer. o. Professor an der Universität, in **Berlin-Steglitz**, Hohenzollernstr. 6.

Thost, Dr. **R.**, in **Berlin-Lichterfelde-Ost**, Wilhelmstr. 27.

Tichomirov, Victor N., Assistent an der Landwirtschaftl. Hochschule in **Voronesch** (Rußland).

Tiegs, Dr. **Ernst**, Abteilungsleiter und Professor an der Preußischen Landesanstalt für Wasser-, Boden- und Lufthygiene in **Berlin-Dahlem**, Unter den Eichen 74.

Tiesenhausen, Dr. **Manfred**, in **Klausenburg (Cluj)** (Rumänien), Institutul de Bot. Generala.

Timmel, Dr. **H.**, in **Hannover**, Ägidienapotheke.

Timofeev, **Alexander S.**, Assistent am Polytechnischen Institut in **Tiflis** (Transkaukasien, Rußland), Botan. Garten.

Tischler, Dr. **Georg**, o. ö. Professor an d. Universität, Direktor des Botan. Instituts und Gartens in **Kiel**, Düsternbrooker Weg 17.

Tobler, Dr. **Friedrich**, ord. Professor u. Direktor d. Botan. Instituts der Technischen Hochschule, Direktor des Staatl. Botanischen Gartens in **Dresden-A. 16**, Stübelallee 2.

Tobler-Wolff, Frau Dr. **Gertrud**, in **Dresden-A. 16**, Stübelallee 2.

Tokugawa, Dr. **Y.**, Marquis, in **Tokio-Fu**, Japan, Biologisches Institut, Hiratsuka-Mura, Ebara-Gun.

Trautwein, Dr. **Kurt**, Professor für theoretische Gärungsphysiologie an der Hochschule f. Landwirtschaft u. Brauerei in **Weihenstephan** bei München.

Troitzkaja, Frl. Dr. **O. W.**, Assistentin am Landwirtschaftl. Institut und wissensch. Mitglied des Botanischen Gartens in **Petersburg (Leningrad)**.

Troll, Dr. **Wilhelm**, Privatdozent f. Botanik, Assistent am Botan. Institut der Universität in **München 13**, Georgenstr. 57.

Tschermak-Seysenegg, Dr. **Erich**, Hofrat, Professor an der Hochschule für Bodenkultur in **Wien XVIII**, Hochschulstraße 17.

Tschernetzky, Frau **Sinaida**, Dozentin f. Phytopathologie in **Wladikawkas** (Nordkaukasien, Rußland), Agronomisches Institut.

Tschernoyarow, **Michael**, Professor am Institut der Volkswirtschaft in **Kiew** (Ukraine), Bakowsky (Bolchaja Podwalnaja) 31 w. 4.

Tschirch, Dr. phil., Dr. med. h. c., Dr. ing. e. h., Doct. d. Naturwiss. e. h. **Alexander**, o. Professor an d. Universität in **Bern** (Schweiz), Kollerweg 32.

Tubeuf, Dr. **Karl Freiherr von**, Geh. Regierungsrat, o. Universitätsprofessor in **München**, Habsburgerstr. 1.

Turesson, Dr. **Göte**, Dozent an d. Universität in **Lund** (Schweden).

Tuzson, Dr. **Johann von**, o. ö. Professor der systematischen Botanik und Pflanzengeographie an der Universität in **Budapest VIII**, Muzeum Körút 4.

Übelhör, Dr. **Fritz**, Oberstudienrat in **Nürnberg**, Schonhoverstr. 20.
Ubisch, Dr. **Gerta von**, Privatdozentin, Assistentin am Botan. Institut d. Universität in **Heidelberg**, Bergheimerstr. 1.
Ulbrich, Dr. **Eberhard**, Professor, Kustos am Botan. Museum der Universität Berlin, in **Berlin-Steglitz**, Schützenstr. 41, III.
Úlehla, Dr. **Vladimír**, a. o. Professor der naturwiss. Fakultät der Masaryk-Universität in **Brünn (Brno)** (Mähren), Kaunicova 63.
Ullrich, Dr. **Hermann**, Assistent am Botan. Institut d. Universität in **Leipzig C 1**, Linnéstr. 1.
Unger, Dr. **Wilhelm**, Apotheker in **Würzburg**, Semmelstr. 31.
Uphof, J. C. Th., Professor der Botanik, Vorsteher des Department of Biology am Rollins College in **Orlando** (Florida), U. S. A., West Central Avenue, Route 3.
Urban, Dr. **Ignatz**, Professor, Geh. Regierungsrat in **Berlin-Steglitz**, Kurfürstenstr. 7.
Urban, Otto, Direktor der deutschen Schule in **Osorno** (Chile), Casilla 123.
Ursprung, Dr. **Alfred**, Professor in **Freiburg** (Schweiz), Botanisches Institut.
Uspenski, E. E., Professor in **Moskau**, Timiriazeff-Forschungsinstitut, Pjatnitzkaja 48.
Ussatschev, Petr Iwanowitsch, Botaniker. Anschrift z. Zt. unbekannt.
Utermöhl, Dr. **Hans**, Wissenschaftl. Assistent an der Hydrobiolog. Anstalt der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft in **Plön** (Holstein), Klosterstr. 9.

Vailionis, Liudas, Dozent a. d. Universität in **Kaunas** (Litauen), Vilniaus 2.
Vierhapper, Dr. **Friedrich**, a. o. Professor an der Universität, Honorardozent a. d. Tierärztlichen Hochschule in **Wien III**, Fasangasse 38.
Viniklář, Dr. **Ladislav**, Assistent am Botan. Institut der tschechischen Universität in **Prag (Praha) II**, Benátská 433.
de Visser Smits, Dr. **Dirk**, Dozent f. Botanik an d. S. T. O. V. I. A. in **Soerabaja** (Java), Ambenganweg 41.
Vogler, Dr. med. **I.**, Arzt in **Kiel**, Holtenauer Str. 8.
Voigt, Dr. **Alfred**, emer. o. Professor an der Universität in **Hamburg 24**, Wandsbeker Stieg 13.
Volkart, Dr. **A.**, Professor, Vorstand der Schweizer. landw. Versuchsanstalt in **Oerlikon-Zürich**.
Votsch, Dr. **Wilhelm**, Studienrat i. R. in **Delitzsch**, Eilenburger Str. 4, II.
Vouk, Dr. **Vale**, ord. Professor an der Universität, Direktor des Botan. Instituts und Gartens der Universität in **Zagreb** (Kroatien), Jugoslawien, Botan. Institut, Senoina ulica 4, II.

Wada, Bungo, Privatdozent, Botan. Institut der kaiserl. Universität Koishikawa in **Tokyo** (Japan).

Wagner, Dr. **Adolf,** Professor der Botanik an der Universität in **Innsbruck-Hötting,** Botanikerstr. 33.

Wahl, Dr. **Carl von,** Oberregierungsbotaniker an der Staatl. Bad. Landwirtsch. Versuchsanstalt Augustenberg, in **Durlach** (Baden), Turmbergstr. 10.

Wahl, Dr. **Gustav,** Direktor der Staats- und Univers.-Bibliothek und Honorarprofessor an d. Universität in **Hamburg,** Klosterallee 21.

Walter, Dr. **Heinrich,** Privatdozent an der Universität in **Heidelberg,** Botanisches Institut.

Walther, Dr. **Oscar A.,** Professor der Anatomie und Physiologie der Pflanzen, Direktor der Pflanzenphysiol. Versuchsstation am Landwirtschaftlichen Institut in **Petersburg (Leningrad),** Bolschaja Possadskaja 9, Wohng. 9.

Wangerin, Dr. **W.,** a. o. Professor an der Technischen Hochschule und Abteilungsdirektor am Museum für Naturkunde und Vorgeschichte in **Danzig-Langfuhr,** Kastanienweg 7.

Warburg, Dr. **Otto,** Professor in **Berlin W,** Uhlandstr. 175.

Warth, Dr. **Gustav,** in **Tübingen,** Zeppelinstr. 24.

Wassermann, Dr. **Josef,** Assistent am Gärungsphysiolog. Institut der Hochschule für Landwirtschaft und Brauerei in **Weihenstephan,** Freising, Prinz-Ludwig-Str. 20, I.

Watanabe, Dr. (Rigakuschi) **Kiyohiko,** Assistent am Botan. Institut der Kaiserl. Universität in **Tokyo,** Koishikawa, Japan.

Weber, Dr. **C. A.,** Professor in **Bremen,** Friedrich-Wilhelm-Str. 24.

Weber, Dr. **Friedl,** Privatdozent, tit. a. o. Professor, Assistent am pflanzenphysiologischen Institut in **Graz** (Österreich), Schubertstraße 53.

Weber, Dr. **G. Friedrich Th.,** Assistent am Botanischen Garten und Museum in **Berlin-Dahlem,** Königin-Luise-Str. 6—8.

Weber, Dr. **Ulrich,** Privatdozent in **Würzburg,** Botanisches Institut.

Weddige, Dr. **Ludwig,** in **Berlin-Halensee,** Georg-Wilhelm-Str. 5.

Weese, Dr. **Josef,** o. ö. Professor, Vorstand des Botan. Instituts d. Technischen Hochschule in **Wien VII/2,** Neustiftgasse 36a/13.

Wehmer, Dr. **Carl,** ord. Honorarprofessor für Botanik, Bakteriologie u. Mikroskopie, Vorstand des Bakter.-Chem. Laboratoriums an der Technischen Hochschule in **Hannover,** Alleestr. 35.

Wehnelt, Bruno, o. Assistent am Botan. Institut in **Erlangen,** Puchtaplatz 11.

Wehrhahn, H. R., Gartendirektor in **Berlin-Steglitz,** Buggestr. 15.

Weigel, Dr. **Oswald,** Buchhändler in **Leipzig,** Königstr. 1.

Weis, Dr. **Alfred,** Studienrat in **Leipzig C 1,** Nostitzstr. 43, II.

Weis, Dr. **Fr.,** Professor der Botanik am Pflanzenphysiolog. Laboratorium in **Kopenhagen,** Rolighedsvej 23.

Weiss, Dr. **Frederick Ernest,** Professor der Botanik an der Victoria Universität in **Manchester** (England), Disley, Cheshire, Easedale.

Weiße, Dr. **Arthur,** Professor, Studienrat a. D. in **Berlin-Steglitz,** Sachsenwaldstr. 30, II.

Weißflog, Dr. **Johannes,** in **Ludwigshafen a. Rh.,** Kaiser-Wilhelm-Str. 5.

Welzien, Dr. **Robert,** Studienrat in **Berlin NW 21,** Turmstr. 27.

Went, Dr. **F. A. F. C.,** ord. Professor der Botanik und Direktor des Botan. Gartens der Universität in **Utrecht** (Holland), Nieuwe Gracht 187.

Werdermann, Dr. **Erich,** Kustos am Botanischen Museum in **Berlin-Dahlem,** Königin-Luise-Str. 6—8.

Werth, Dr. **Emil,** Ober-Regierungsrat, Professor, Mitglied der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft zu Berlin-Dahlem, in **Berlin-Wilmersdorf,** Binger Str. 17.

Westling, Dr. **R.,** Laborator am Pharmazeutischen Institut, Professor, in **Stockholm,** Vallingsgatan 26.

Wettstein, Frau Dr. **Else von,** in **Göttingen,** Wilhelm-Weber-Str. 2.

Wettstein, Dr. **Fritz von,** o. Professor an der Universität, Direktor der botanischen Anstalten in **Göttingen,** Wilhelm-Weber-Str. 2.

Wettstein, Dr. **Richard,** Professor an der Universität, Direktor des Botan. Gartens und Institutes in **Wien III,** Rennweg 14.

Wetzel, Curt, Studienrat in **Plauen i. V.,** Dürerstr. 5, II.

Wetzel, Dr. **Gerhard,** cand. phil. in **Berlin NO 18,** Landsberger Allee 126, III.

Wetzel, Dr. **Karl,** Assistent am Botan. Institut der Universität Leipzig, in **Leipzig-Plagwitz,** Elisabeth-Allee 21.

Widder, Dr. **Felix J.,** Privatdozent. Assistent am Inst. f. system. Botanik d. Univers. in **Graz** (Österreich), Holteigasse 6.

Wieler, Dr. **Arwed,** a. o. Professor der Botanik an der Technischen Hochschule in **Aachen,** Nizzaallee 71.

Wiese, Dr. **Werner von,** Saatzucht- u. Betriebsleiter auf dem Versuchsgut **Knehden,** Post Templin (U./M.).

Wiesemann, Christian, Garteninspektor am Botan. Garten der Universität in **Bonn a. Rh.,** Meckenheimer Allee 100.

Willers, Alma, Studienrätin in **Hildesheim,** Weißenburger Str. 14, II.

Wimmer, Dr. **Christian,** em. Universitätsassistent, Mittelschulprofessor in **Mödling** bei Wien (Nieder-Österreich), Schillerstr. 23.

Windel, Dr. **Erich,** in **Bautzen,** Czornebobstr. 27, Laboratorium für Bakteriologie und angewandte Biologie.

Winkelmann, Dr. **August,** Assistent an d. Biolog. Reichsanstalt f. Land- und Forstwirtschaft, in **Berlin-Steglitz,** Stindestr. 35, II.

Winkler, Dr. **Hans,** o. Professor an d. Universität, Direktor d. Instituts f. allgem. Botanik und des Botanischen Gartens in **Hamburg 36,** Jungiusstr. 5.

Winkler, Dr. **Hubert,** a. o. Professor an d. Universität in **Breslau 9,** Göppertstr. 4.

Winogradow, Sergius, Dozent f. Pflanzenphysiologie in **Wladikawkas** (Nordkaukasien, Rußland), Agronomisches Institut.

Wißmann, Dr. **Heinrich,** in **Pillnitz a. E.,** Schloßstr. 46d, Höhere Staatslehranstalt f. Gartenbau.

Wittum, Albert, Apotheker und Chemiker. Anschrift z. Zt. unbekannt.

Włodek, Dr. **Jan,** Professor der Jagell. Universität in **Krakau** (Polen), Pedzichów-boczna 5.

Wollenweber, Dr. **Hans Wilhelm,** Regierungsrat und Mitglied der Biologischen Reichsanstalt f. Land- und Forstwirtschaft in Berlin-Dahlem, in **Berlin-Zehlendorf,** Alsenstr. 124.

Woronichin, Dr. **N. N.,** Leiter des hydrobiologischen Laboratoriums des Botan. Gartens in **Petersburg (Leningrad),** Karpovka 19, log. 48.

Woronow, Georg N. Anschrift z. Zt. unbekannt.

Wulff, Dr. **Eugen,** Professor, in **Petersburg (Leningrad),** Herzenstr. 44, Institut für angewandte Botanik.

Wyneken, Dr. **Karl,** Studienrat am staatl. Realgymnasium u. Gymnasium in **Leer** (Ostfriesland), Heisfelderstr. 143.

Yamaguti, Dr. **Yasuke,** Professor an der Kaiserl. Tôhoku Univers. in **Sendai** (Japan), Kita-itibantyô 18.

Yamaha, Dr. **Gihei,** Professor of Teacher's College, Haramachi 31, **Tokio-Koishikawa** (Japan).

Yamanouchi, Dr. **Shigeo,** Professor in **Tokio,** Kotoshihan Gakko, Otsuka Kubomachi, Koishikawa-Ku.

Yampolsky, Dr. **Cecil,** Professor in **Grantwood,** New Jersey, U. S. A., Franklin Avenue 230.

Yapp, R. H., Professor an der Universität in **Birmingham** (England), Edmundstreet.

Zahn, Emil, Garteninspektor in **Erlangen,** Botanischer Garten.

Zāmelis (Sahmels), Alexander, Privatdozent u. Assistent a. Botan. Institut u. Botan. Garten der Universität in **Riga** (Lettland), Alberta iela 10.

Zander, Dr. **Robert,** in **Berlin W 50,** Regensburger Str. 2.

Zattler, Dr. **Fritz**, Wissenschaftl. Hilfsarbeiter an d. Bayr. Landesanstalt f. Pflanzenbau und Pflanzenschutz, in **München**, Degenfeldstr. 2/0.

Zederbauer, Dr. **E.**, Professor d. Lehrkanzel für Obst- und Gartenbau an der Hochsch. f. Bodenkultur in **Wien XVIII**, Hochschulstraße 17.

Žemčužnikov, **Eugen**, Professor am Landwirtschaftl. Institut, Pflanzenphysiologisches Laboratorium in **Nowočerkassk** (Dongebiet), Baročnaja 82a.

Zerow, **Demetrius**, Kustos am Botan. Museum u. Herbarium der Ukrainischen Akademie d. Wissenschaften in **Kiew** (Ukraine), Tarassowskaja 1—3.

Zeuner, Dr. **Heinrich**, Hauptlehrer in **Würzburg**, Riemenschneiderstraße 9.

Ziegenspeck, Dr. **Hermann**, Privatdozent in **Königsberg i. Pr.**, Besselplatz 3.

Zikes, Dr. **Heinrich**, o. ö. Professor an d. Techn. Hochschule, a. o. Professor an d. Universität in **Wien**, Währingerstr. 41.

Zillig, Dr. **Hermann**, Regierungsrat und Leiter der Zweigstelle der Biologischen Reichsanstalt in **Berncastel-Cues**/Mosel, Wehlener Weg 244.

Zimmermann, Dr. **Albrecht**, Geh. u. Ober-Regierungsrat, Professor, in **Berlin-Zehlendorf-West**, Am Heidehof 24.

Zimmermann, Dr. **Hans**, Landesökonomierat, Leiter der Hauptstelle für Pflanzenschutz Rostock (Mecklenburg-Schwerin und Mecklenburg-Strelitz), in **Rostock**, Graf-Lippe-Str. 1.

Zimmermann, Dr. **Walter**, Privatdozent, in **Tübingen**, Steinbachstraße 21.

Zinzadze, Dr. **Schalwa R.**, Wissensch. Assistent an d. Staatsuniversität in Tiflis, z. Zt. in **Breslau 16**, Uferzeile 9 bei Gierth.

Zollikofer, Dr. **Clara**, Privatdozentin an der Universität in **Zürich 7**, Bergstraße 118.

Zycha, Dr. **Herbert**, in **Berlin-Dahlem**, Biologische Reichsanstalt, Königin-Luise-Str. 17.

Register zu Band XLVI.

I. Geschäftliche Mitteilungen.

---

2. Nachrufe.

---

3. Wissenschaftliche Mitteilungen.

Übersicht der Hefte.

Dem Heft 4 liegt ein verbesserter Abdruck der Tafel (I) (LEICK) von Band XLV bei.

Dem Heft 8 liegt ein Zettel mit einer Berichtigung zu der Abhandlung von KUBART bei, der auf Seite 402 eingeklebt werden kann.